

УНИВЕРЗИТЕТ „ГОЦЕ ДЕЛЧЕВ“ - ШТИП  
ЗЕМЈОДЕЛСКИ ФАКУЛТЕТ

Лилјана Колева-Гудева

# ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА



**ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА**  
**Проф. д-р Лилјана Колева-Гудева**

**Штип, 2010**

# **ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА**

Проф. д-р Лилјана Колева-Гудева

Катедра за биотехнологија, генетика и селекција на растенијата  
Земјоделски факултет, Универзитет „Гоце Делчев” – Штип  
„Крсте Мисирков“ бб, П. фах 201, 2.000 Штип  
Република Македонија

## **Рецензенти:**

Проф. д-р Саша Митрев  
Проф. д-р Рубин Гулабоски

## **Лектор**

Иван Василевски

## **Техничко уредување**

Славе Димитров

## **Печати**

Печатница „2 Август“ - Штип

Тираж

300 примероци

CIP – Каталогизација во публикацијата  
Национална и универзитетска библиотека  
„Св. Климент Охридски”, Скопје

581.1 (075.8)

КОЛЕВА-ГУДЕВА, Лилјана

Физиологија на растенијата : [универзитетски учебник] / Лилјана  
Колева-Гудева : Земјоделски факултет, Универзитет „Гоце Делчев” – Штип  
2010. 249 стр. : илустр. ; 25 см.

Белешка за авторот: стр. 249

ISBN: 978-608-4504-33-7

1. Колева-Гудева, Лилјана [автор]

а) Физиологија на растенијата – Високошколски учебници

COBISS.MK-ID 86094858

Со одлука бр. 1802-190/8 од 02.11.2010 година, Наставно-научниот совет на Земјоделскиот факултет при Универзитет „Гоце Делчев” – Штип, постапувајќи по предлог на рецензентите проф. д-р Саша Митрев, редовен професор на Универзитетот „Гоце Делчев” – Штип и проф. д-р Рубин Гулабоски, вонреден професор на Универзитетот „Гоце Делчев” – Штип и Комисијата за издавачка дејност при Универзитетот „Гоце Делчев” – Штип, одобри печатење на рецензираниот универзитетски учебник „Физиологија на растенијата” од авторката проф. д-р Лилјана Колева-Гудева, вонреден професор на Земјоделскиот факултет при Универзитетот „Гоце Делчев” – Штип.

**Проф. д-р Лилјана Колева-Гудева**

# **ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА**





## ПРЕДГОВОР

Физиологијата на растенијата ги изучува биолошките процеси кај растенијата. Оваа научна дисциплина во поново време доживува вистинска експанзија благодарение, во прв ред на развојот на молекуларната биологија, биохемијата, биофизиката и современите применети методи во генетското инженерство. Од научна дисциплина што порано се базираше претежно врз опишување на надворешните манифестации на биолошките процеси кај растенијата, денес е развиена во дисциплина што е во состојба да ги опише и објасни поодделните појави и процеси, а со тоа го овозможува и нивното подлабоко разбирање и проучување.

Учебникот **Физиологија на растенијата** е наменет за студентите од Земјоделскиот факултет на Универзитетот „Гоце Делчев” - Штип и претставува сублимат од одбрани поглавја од областа на растителната физиологија. Овие одбрани поглавја се вградени во наставната програма на овој задолжителен и заеднички предмет за сите насоки на Земјоделскиот факултет во рамките на вкупно 152 часови во еден семестар (IV семестар) или 2+2+1 часови неделно, со 6 кредитни поени. Учебникот е наменет и за студенти од други научни области и образовни институции кои слушаат одредени содржини од додипломските или постдипломските студии од областа на физиологијата на растенијата.

Изучувањето на предметот **Физиологија на растенијата** има цел да ги запознае студентите со биолошките процеси во растението во неговиот целокупен животен циклус. Физиолошките процеси што се одвиваат во растението создаваат органска материја и енергија, која е основа за опстанокот на животинскиот и растителниот свет на земјата. Поради на способноста на растенијата да синтетизираат од прости органски соединенија сложени органски соединенија, тие имаат специфично место меѓу формите и процесите на живот на нашата планета. Овие процеси што се одвиваат во растенијата се предмет на изучување низ одбраните поглавја во оваа книга. Одбраните поглавја од физиологијата на растенијата, всушност, го преставуваат темелот на овој предмет и истите даваат солидна основа да се разберат другите стручни предмети поврзани со физиологијата, а кои ќе се изучуваат во следните студиски години, особено патолошката физиологија на растенијата, т.е. фитопатологијата.

Книгата се состои од 13 поглавја: 1. Вовед, 2. Хемиски состав на растенијата, 3. Воден режим кај растенијата, 4. Примање, транспорт и функција на минералните соли, 5. Фотосинтеза, 6. Дишење, 7. Фитохормони и регулатори на растот, 8. Растење и развојот на растенијата, 9. Физиологија на семе и плод, 10. Физиологија на отпорност, 11. Ориентација на растенијата во просторот и времето, 12. Секундарни метаболити и одбрана на растенијата, 13. Морфогенеза во култура *in vitro* и биотехнологија на растенијата.

Доброто познавање на физиолошките процеси значи и можност човекот да управува со дел од нив, т.е. да влијае врз квалитетот и квантитетот на приносот на растенијата како и врз на отпорноста на растенијата на различни биотски

и абиотски фактори, со цел за успешна продукција на храна. Во решавањето на многубројните проблеми во областа на заштитата на животната средина, физиологијата на растенијата има клучно место во воспоставувањето рамнотежа помеѓу физиолошките процеси во изменети услови на животната средина, а со тоа и во смалувањето и отстранувањето на продуктите што влијаат врз загадувањето на човековата околина. Познавањето на заемниот однос растение - патоген и физиолошкиот сигнал и одговор што растенијата го даваат при инфекции, е од големо значење во решавањето на практичните проблеми во заштитата на растенијата од болести и штетници.

Современото растително производство се темели врз искористување на физиолошките потенцијали на секој растителен вид. Затоа, несомнено дека познавањето на секој физиолошки процес е солидна основа за квалитетно растително производство.

Во последните неколку децении развојот на молекуларните методи и генетскиот инженеринг наметнаа сосема ново гледиште врз биотехнологијата на растенијата. Оваа книга обезбедува основно познавање на некои од елементарните биотехнолошки методи и манипулации со растителен материјал во култура на клетки и ткива *in vitro*. Од друга страна, соодветната комбинација на конвенционалните методи со софистицираните техники на биоинженерингот обезбедуваат сигурен прогрес во целокупното растително производство и биотехнологијата на растенијата.

Оваа книга е наменета не само за студентите на земјоделските факултети туку и за научната и стручната јавност од областа на растителното производство, кои би можеле да се запознаат и да ги користат достигнувањата од оваа научна дисциплина.

За секоја конструктивна сугестија и позитивна забелешка изразувам неизмерна благодарност на рецензентите проф. д-р Саша Митрев, редовен професор на Универзитетот „Гоце Делчев” - Штип и проф. д-р Рубин Гулабоски, вонреден професор на Универзитетот „Гоце Делчев” - Штип.

Физиологијата на растенијата е наука за животот на растенијата и е сложена и комплексна материја, исто како и животот. Книгата има мултидисциплинарен пристап и опфаќа сложени, но темелно прикажани научни достигнувања. Затоа, најголема сатисфакција за целокупниот вложен труд во реализацијата на оваа книга ќе ми биде ако стручната и научната јавност ја прифати нејзината содржина и го користи материјалот за збогатување на теоретските и практичните знаења во науката за животот на растенијата.

Неицрпен извор на мотивација, инспирација и енергија за мојата работа се моите почитувани родители, моите деца и сопругот. Неизмерно им благодарам.

*Автор*  
*Проф. д-р Лилјана Колева-Гудева*

## СОДРЖИНА

1.	<b>ВОВЕД</b>	
1.1	Значење и задача на физиологијата на растенијата	13
1.2	Краток историски развој на физиологијата на растенијата	14
1.3	Настанок и еволуција на живите организми	15
1.4	Филогенетско стебло на живите организми	16
2.	<b>ХЕМИСКИ СОСТАВ НА РАСТЕНИЈАТА</b>	21
2.1	Минерални материи – елементарен состав	21
2.2	Состав на пепелта	23
2.3	Органски материи	24
3.	<b>ВОДЕН РЕЖИМ КАЈ РАСТЕНИЈАТА</b>	29
3.1	Улогата на водата во животните процеси на растението	29
3.1.1	Обобини на водата	29
3.2	Форми на водата во растенијата	31
3.3	Содржина на водата во растенијата	32
3.4	Примање на водата во растенијата	33
3.4.1	Дифузија	33
3.4.2	Осмоза и осмотски притисок	34
3.4.3	Потенцијал на матриксот	35
3.4.4	Активно примање на водата	35
3.4.5	Пасивно примање на водата	35
3.4.6	Тургор	35
3.4.7	Плазмолиза	36
3.4.8	Примање на водата преку коренот	37
3.4.9	Примање на водата преку листот	38
3.4.10	Фактори што влијаат врз примањето на водата	38
3.5	Транспорт на вода	40
3.5.1	Транспорт на водата во паренхимот	41
3.5.2	Транспорт на водата во ксилемот	43
3.5.3	Транспорт на водата во флоемот	44
3.6	Ослободување на водата	44
3.6.1	Транспирација	44
3.6.2	Кутикуларна транспирација	45
3.6.3	Стоматарна транспирација	45
3.6.4	Механизам на отворање и затворање на стомите	46
3.6.5	Транспирација преку стеблото и другите нефолијарни органи	48
3.6.6	Фактори што влијаат врз транспирацијата	48
3.6.7	Растителни антитранспиранти	50
3.6.8	Гутација	51
3.6.9	Солзење	52
3.6.10	Потреба од вода кај растенијата	53
3.6.11	Влијание на водениот дефицит врз животните процеси на растението	53
4.	<b>ПРИМАЊЕ, ТРАНСПОРТ И ФУНКЦИЈА НА МИНЕРАЛНИ СОЛИ</b>	56
4.1	Апсорпција на минералните соли	56
4.2	Примање на минерални елементи	57
4.2.1	Азот, сулфур и фосфор	57



4.2.2	Други елементи .....	58
4.3	Транспорт на минералните соли во растенијата .....	60
4.4	Функција на минералните елементи .....	62
4.4.1	Елементи што влегуваат во состав на органските соединенија .....	62
4.4.2	Функција на некои минералните елементи .....	62
4.5	Симптоми при недостаток и вишок на елементите .....	65
4.5.1	Азот, сулфур и фосфор .....	65
4.5.2	Калиум, калциум и магнезиум .....	66
4.5.3	Железо, манган, бакар и цинк .....	67
4.5.4	Бор, молибден и хлор .....	67
4.6	Токсични елементи .....	67
4.7	Толеранција кон тешките метали .....	68
5.	<b>ФОТОСИНТЕЗА</b> .....	70
5.1	Историја на проучувањето на фотосинтезата .....	70
5.2	Структура на хемиски состав на хлоропластите .....	73
5.3	Фотосинтетски пигменти .....	74
5.3.1	Хлорофили .....	75
5.3.2	Биосинтеза на хлорофил .....	75
5.3.3	Каротеноиди .....	77
5.3.4	Фикобилини .....	79
5.4	Механизам и хемизам на фотосинтезата .....	80
5.5	Светла фаза на фотосинтезата .....	81
5.5.1	Апсорпција на светлината .....	81
5.5.2	Апсорпциски спектри на пигментите .....	82
5.5.3	Фотосистеми и пренесувачи на електрони .....	83
5.5.4	Транспорт на електрони во процесот на фотосинтезата .....	85
5.5.5	Фотоллиза на водата .....	87
5.6	Темна фаза на фотосинтезата .....	88
5.6.1	Редукција на CO <sub>2</sub> кај C-3 растенијата – C-3 фотосинтеза .....	89
5.6.2	Редукција на CO <sub>2</sub> кај C-4 растенијата – C-4 фотосинтеза .....	90
5.6.3	Редукција на CO <sub>2</sub> кај САМ растенијата .....	92
5.6.4	Фотореспирација C-2 фотореспираторен циклус .....	93
5.6.5	Синтеза на сахароза во цитоплазмата .....	93
5.6.6	Синтеза на скроб во хлоропластите .....	93
5.7	Показатели на фотосинтезата .....	94
5.8	Фактори што влијаат на фотосинтезата .....	95
5.8.1	Јаглерод диоксид .....	95
5.8.2	Светлина .....	96
5.8.3	Кислород .....	97
5.8.4	Температура .....	97
5.8.5	Вода .....	98
5.8.6	Плодност на почвата и минерална исхрана .....	98
5.9	Фотосинтеза и принос .....	98
6	<b>ДИШЕЊЕ</b> .....	100
6.1	Историја на проучувањето на дишењето .....	100
6.2	Механизам и хемизам на дишењето .....	100
6.3	Мобилизација на јаглехидратите за дишење .....	102
6.4	Глуколиза .....	102
6.5	Енергетски биланс на глуколизата .....	104

6.6	Циклус на трикарбоксилни киселини (ТСА циклус) .....	105
6.7	Оксидациски пентозо-фосфатен циклус .....	108
6.8	Енергетски биланс на дишењето .....	109
6.9	Поврзаност на ТСА циклусот со другите биосинтетски процеси .....	109
6.10	Транспорт на електрони во процесот на дишење .....	111
6.10.1	Структура на митохондриите .....	111
6.10.2	Пренесувачи на електрони .....	112
6.11	Оксидативна фосфорилација .....	114
6.12	Ферментација (вриење) .....	114
6.13	Глиоксилатен циклус .....	116
6.14	Оксидација на липидите .....	117
6.15	Оксидација на протеините .....	119
6.16	Фотореспирација и продуктивност на растенијата .....	120
6.17	Трансформација на енергијата во процесот на дишење .....	121
6.18	Показатели на дишењето .....	122
6.19	Фактори што влијаат на дишењето .....	123
6.19.1	Надворешни фактори .....	123
6.19.2	Внатрешни фактори .....	125
6.20	Дишењето и фотосинтезата .....	126
7	<b>ФИТОХОРМОНИ И РЕГУЛАТОРИ НА РАСТОТ</b> .....	128
7.1	Поим за фитохормони и регулатори на растот .....	128
7.2	Диференцијација и главна одлика на фитохормоните .....	129
7.3	Некои разлики помеѓу растителните и животинските хормони .....	130
7.4	Повеќекратно дејство и интеракција помеѓу хормоните .....	130
7.5	Ауксини .....	130
7.5.1	Откривање на ауксините .....	131
7.5.2	Хемиска идентификација на ауксините .....	132
7.5.3	Биосинтеза и метаболизам на ауксините .....	133
7.5.4	Катаболизам на индол – 3 – оцетната киселина .....	135
7.5.5	Природни ауксини .....	135
7.5.6	Синтетички ауксини .....	136
7.5.7	Транспорт на ауксините .....	138
7.5.8	Физиолошка улога на ауксините .....	139
7.5.9	Примена на ауксините .....	140
7.6	Гиберелини .....	140
7.6.1	Откривање на гиберелините .....	140
7.6.2	Биосинтеза и метаболизам на гиберелините .....	141
7.6.3	Конверзија на $GA_{12}$ – алдеходот во други гиберелини .....	142
7.6.4	Разлика помеѓу одделни видови растенија .....	144
7.6.5	Катаболизам на гиберелините .....	145
7.6.6	Конјугирани гиберелини .....	145
7.6.7	Физиолошка улога на гиберелините .....	145
7.6.8	Примена на гиберелините .....	146
7.7	Цитокинини .....	146
7.7.1	Откривање на цитокинините .....	147
7.7.2	Распространетост на цитокинините во растителниот свет .....	147
7.7.3	Биосинтеза и метаболизам на цитокинините .....	148
7.7.4	Катаболизам на цитокинините .....	149
7.7.5	Синтетички цитокинини .....	150
7.7.6	Физиолошка улога на цитокинините .....	150

7.7.7	Примена на цитокинините .....	150
7.8	Апсцисинска киселина .....	151
7.8.1	Откривање и распространетост на апсцисинската киселина .....	151
7.8.2	Биосинтеза и метаболизам на апсцисинската киселина .....	152
7.8.3	Инактивација и конјугација на АВА .....	154
7.8.4	Физиолошка улога на апсцисинската киселина .....	154
7.8.5	Примена на апсцисинската киселина .....	155
7.9	Етилен .....	155
7.9.1	Откривање на етиленот .....	155
7.9.2	Биосинтеза и метаболизам на етиленот .....	156
7.9.3	Физиолошка улога на етиленот .....	158
7.9.4	Примена на етиленот .....	159
7.10	Останати природни и синтетички супстанции за растење .....	159
7.10.1	Јасмонати .....	159
7.10.2	Брасиностероиди .....	161
7.10.3	Олигосахарини .....	161
7.10.4	Полиамини .....	162
7.10.5	Полипептиди .....	162
7.10.6	Ретарданти .....	163
8	<b>РАСТЕЊЕ И РАЗВИТОК НА РАСТЕНИЈАТА</b> .....	164
8.1	Поим за растење, развиток и диференцијација .....	164
8.2	Некои карактеристики на растењето кај растенијата .....	165
8.3	Фактори што влијаат на растењето .....	165
8.3.1	Температура .....	166
8.3.2	Светлина .....	167
8.3.3	Вода .....	167
8.3.4	Минерална исхрана .....	167
8.4	Поларност .....	168
8.5	Корелација .....	169
8.6	Апсцисија .....	170
8.7	Јаровизација .....	170
8.8	Етапи на органогенеза и онтогенеза кај вишите растенија .....	170
8.9	Сенесценција - стареење .....	172
9	<b>ФИЗИОЛОГИЈА НА СЕМЕ И ПЛОД</b> .....	174
9.1	Физиологија на оплодување .....	174
9.1.1	Развој на женскиот гаметофит .....	174
9.1.2	Развој на машкиот гаметофит .....	175
9.1.3	Хемиски состав на поленот .....	176
9.1.4	Оплодување .....	177
9.2	Развиток на ембрионот .....	178
9.3	Модификација на полот кај растенијата .....	180
9.4	Процеси кои се одвиваат во плодот од оплодувањето до полна зрелост ...	180
9.5	Градба и развиток на семето .....	181
9.6	Градба и развиток на плодот .....	182
9.7	Партенокарпија .....	183
9.8	Хемиски состав на семето .....	183
9.9	Долговечност на семето .....	184
9.10	Мирување на семето и дорманција .....	185
9.11	Типови на мирување на семето .....	187

9.12	’Ртење на семето .....	188
9.13	Фактори што влијаат врз ’ртењето на семето .....	189
9.13.1	Физички фактори .....	189
9.13.2	Хемиски фактори .....	190
9.13.3	Биолошки фактори .....	191
9.14	Фази при ’ртење на семето .....	193
10	<b>ФИЗИОЛОГИЈА НА ОТПОРНОСТА КАЈ РАСТЕНИЈАТА</b> .....	194
10.1	Отпорност на растенијата на ниски температури .....	194
10.2	Отпорност на растенијата на мраз .....	196
10.3	Отпорност на растенијата на високи температури .....	197
10.4	Отпорност на растенијата на суша .....	198
10.5	Отпорност на растенијата на соленост на почвата .....	200
10.6	Отпорност на растенијата на промена на pH вредноста на средината .....	201
10.7	Отпорност на растенијата на анаеробни услови .....	201
10.8	Отпорност на растенијата на болести .....	202
11	<b>ОРИЕНТАЦИЈА НА РАСТЕНИЈАТА ВО ПРОСТОРОТ И ВРЕМЕТО</b> .....	205
11.1	Ориентација во просторот: движења на растенијата .....	205
11.1.1	Класификација на движењата .....	206
11.1.2	Таксии .....	206
11.1.3	Тропизми .....	208
11.1.4	Настии .....	209
11.2	Ориентација во времето: биолошки часовник .....	210
11.2.1	Основни карактеристики на ендогениот ритам .....	211
11.2.2	Циркадијален и ултрадијален ритам .....	211
11.2.3	Елементи на биолошки часовник .....	212
11.2.4	Индукција на ендеген ритам .....	212
11.2.5	Појави во кои се манифестира ендегениот ритам .....	213
11.2.6	Ендеген ритам во фотосинтезата .....	213
12	<b>СЕКУНДАРНИ МЕТАБОЛИТИ И ОДБРАНА НА РАСТЕНИЈАТА</b> .....	215
12.1	Кутин, восоци и суберин .....	215
12.2	Поим за секундарни метаболити .....	216
12.3	Терпени .....	218
12.4	Феноли .....	221
12.5	Азотни соединенија .....	222
12.6	Системски стекната резистентност .....	223
12.7	Хиперсензитивна реакција .....	225
12.8	Реакција на модификација на протеините на клеточниот сид .....	225
12.9	Фитоалексини .....	226
12.10	Распознавање на супстанциите што ги ослободуваат патогенит .....	227
12.11	Елицитори – предизвикувачи на сигнална реакција .....	227
13	<b>МОРФОГЕНЕЗА ВО КУЛТУРА <i>IN VITRO</i> И БИОТЕХНОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА</b> .....	229
13.1	Од идеја до први резултати .....	229
13.2	Синергија на ауксини и цитокинини .....	230
13.3	Морфогенеза во култура <i>in vitro</i> .....	230
13.4	Основни методи во култура на ткиво .....	230



13.4.1	Калусни култури .....	231
13.4.2	Суспензија од клетки .....	232
13.4.3	Култура на протопласти .....	232
13.4.4	Микропропагација .....	233
13.4.5	Култура на апикални и аксиларни пупки .....	234
13.4.6	Култура на меристем и сузбивање на вирусите .....	235
13.4.7	Теоретско и практично значење на растителните култури .....	236
13.5	Органогенеза .....	236
13.5.1	Потекло и услови на развојот на регенерирани органи .....	237
13.5.2	Секвенцијални процеси во текот на органогенезата .....	238
13.5.3	Генетички фактори на органогенезата .....	239
13.6	Соматска ембриогенеза .....	239
13.6.1	Потекло и развој на соматските ембриони .....	239
13.6.2	Примена на соматската ембриогенеза во практиката .....	240
13.7	Развој на диплоидни и хаплоидни растенија .....	241
13.7.1	Андрогенеза .....	242
13.7.2	Индукција на андрогенезата .....	242
13.7.3	Дихаплоиди .....	244
13.7.4	Гиногенеза .....	244
13.7.5	Хаплоиди и дихаплоиди во практиката .....	245
13.8	Соматска хибридизација .....	245
13.8.1	Фузија на протопластите и селекција на хибридни клетки .....	246
	Литература .....	247
	Биографија .....	249

## 1. ВОВЕД

### 1.1 Значење и задача на физиологијата на растенијата

Физиологијата на растенијата (*phytophysiology*) ги проучува биолошките процеси во растението. Оваа научна дисциплина ги проучува градбата и функцијата на растителните клеточни органели, основните законитости во исхраната на растенијата, фотосинтезата, транспортот на вода, минералната исхрана, дишењето, растот и развојот на растенијата, како и односот на растенијата спрема биотичките и абиотичките фактори и многу други процеси кои се одвиваат во растителниот свет. Благодарение на тоа, физиологијата на растенијата овозможува разбирање на биолошките процеси што се основа за растителното производство, затоа што сознанијата стекнати од оваа област овозможуваат решавање на низа практични проблеми. Освен големото теоретско значење, достигнувањата од оваа област имаат и извонредно практично значење, бидејќи придонесуваат за подобро искористување на потенцијалот за растително производство и за создавање приносни генотипови, а со тоа се придонесува за решавање на битни проблеми во денешното производство на храна.

Развојот на растителната физиологија во светот е многу брз, а многубројните нови физиолошки достигнувања покажаа колку науката за животните процеси во растението е сложена и комплексна. Оваа сложеност не потекнува само од мноштвото податоци што треба да се поврзат во одредена целина, туку и од фактот дека помеѓу сите познати компоненти постојат различни интеракции и дека целиот растителен систем е многу динамичен во својата просторна и временска ориентација.

Втората половина на XX век е обележана со развојот на молекуларната биологија, како наука што го изучува пренесувањето на генетските информации кои го карактеризираат генотипот, а чиј одраз е фенотипската карактеризација. Така, современите физиолози, со цел да ги објаснат примарните причини на сите физиолошки процеси, неминовно допираат до молекуларното ниво.

Физиологијата е наука што се занимава со одредени животни процеси, а денес претставува наука за интеграција и регулација на овие процеси. Крајот на XX век е обележан со бројни меѓународни проекти за секвенционирање на геномот на одделни видови. Во растителната наука како универзален модел-систем е избран видот *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae), а за следните две децении се очекува дека функцијата на сите 25.000 гени, колку *A. thaliana* ги има, да бидат дешифрирани.

Физиологијата на XXI век ќе се развива во правец на генетските модификации што значително ќе ги подобруваат особините на растенијата со цел од нив да се добие производство потребно за исхрана на човекот, или за разни медицински и индустриски цели. Тоа веќе се потврдува со забележителни резултати, а во најскора иднина може да се очекуваат исклучителни резултати и достигнувања во оваа област.

## 1.2 Краток историски развој на физиологијата на растенијата

Првите истражувања за физиолошките процеси во растенијата датираат уште од XVI век, а биле насочени, главно, во делот на исхраната на растенијата. Меѓу првите експерименти е опитот на Johannee Baptista Van Helmont (1579 - 1644), кој во буре полно со жарена почва засадил прачка од врба. Го измерил бурето со почва (82 килограма) и прачката од врба (2,5 килограми). По пет години ја измерил почвата и таа тежела 81,7 килограми, а врбата тежела 85 килограми. Констатирал дека растенијата земаат храна и од воздухот, но не се знаело што врбата прима од воздухот.

Вистинскиот развој на физиологијата на растенијата започнува во средината на XVIII век. Таа добива сè поголемо значење помеѓу ботаничките дисциплини, како посебна научна област се одвојува кон крајот на XVIII и почетокот на XIX век. Разбирливо е дека тогашните истражувања биле поврзани со познавањата од хемијата, кога сè уште не биле познати простите хемиски соединенија, како и гасовите кои нè опкружуваат.

Во 1771 год. Joseph Priestly (1733-1804) ги објавува резултатите од своите истражувања, при што покажува дека под стаклено своно се гаси запалена свеќа, а животните умираат. Со додавање на зелена гранка под своното воздухот може да се поправи. Jan Ingenhous (1730-1799) во 1779 покажува дека растенијата создаваат „витален воздух“ во присуство на светлина, а дека во мрак го „расипуваат“ воздухот, исто како и животните. Потоа, во 1782 година Jean Senebier (1742-1809) покажува дека растенијата го апсорбираат „фиксиралиот воздух“, а сразмерно на тоа произведуваат „витален“ воздух. Дури во 1778 година Antoine Lavoisier (1743 - 1794), со испитувањата кои ги вршел за составот на воздухот, го препознал и именувал кислородот, во 1783 година водородот, а потоа го открил и  $\text{CO}_2$  во воздухот. Непосредно потоа со откривањето „фиксиралиот“ и „виталниот“ како  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  е докажана фотосинтетската размена на гасовите, што денес е наједноставен показател на овој процес.

Така, пред повеќе од 200 години со истражувањата на Nikolas Teodore de Saussure (1767 - 1845) во 1804 година е откриено дека растенијата растат со примање на  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  и мал дел на минерални материи кои ги примаат од почвата. Овој период во 1817 година е заокружен со откривањето на зелениот пигмент од листовите – хлорофил од страна на Joseph Pelletier (1795 - 1877) и Bienaimé Caventou (1795 - 1887).

Со формулирањето на законот за конверзија на енергијата од страна на Robert Mayer (1814 - 1878) во 1845 година, кој гласи: „Енергијата не може ниту да се создаде ниту да се уништи“, потполно е објаснето и сфатено дека растенијата апсорбираат еден вид енергија – светлосна, а потоа ја претвораат во друг вид енергија – хемиска, која е продукт на процесот на фотосинтеза.

Откривањето и користењето на радиоизотопите (што се користат за обележување на хемиски елементи) овозможи расветлување на бројни физиолошки феномени. Потоа, со откривањето на фитохормоните, кои самите растенија ги синтетизираат, а можат да се добијат и по вештачки пат, исто така разјаснети се многу физиолошки дилеми.

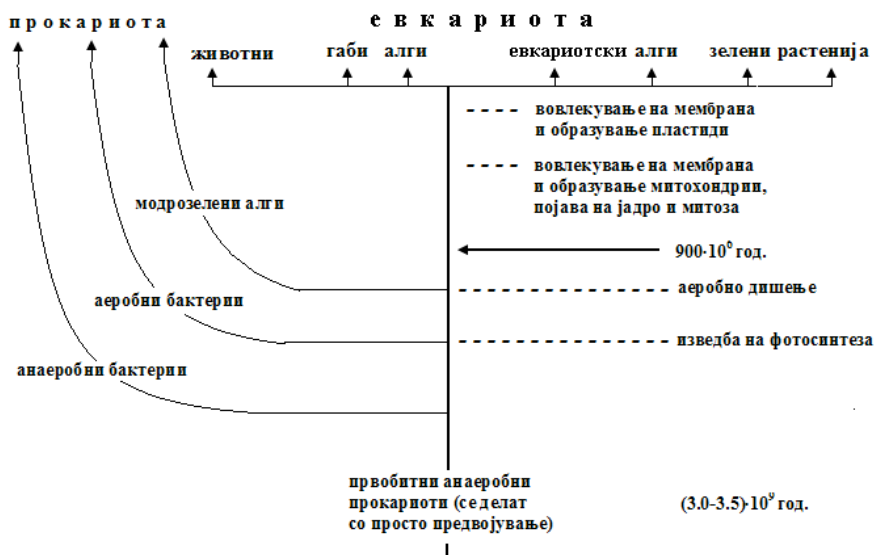
На почетокот на XIX век излегува од печат првата физиолошка монографија напишана од N.T. de Saussure во 1804 год. (*Recherches chimiques sur la vegetation*). Во XX век растителната физиологија влегува во науката со посебен учебник

напишан од Wilhem Pfeffer (1845 -1920) „Pflanzenphysiologie” во 1904. Pfeffer-овата книга ги опишува сите феномени за кои во тоа време немало соодветно објаснување, но ова дело овозможува растителната физиологија, на извесен начин, да се оддалечи од другите ботанички дисциплини. Во 1955 година, под уредништво на W. Ruhland, излегува првата енциклопедија „Handbuch der Pflanzenphysiologie”, собрана во 18 томови и напишана на неколку стотици илјади страници. Набргу потоа, во 1975 година, се објавува сосема нова и преработена енциклопедиска серија „Encyclopedia of Plant Physiology” во редакција на A. Pirson и M.H. Zimmermann.

Ако се земат предвид огромниот број на списанија, часописи и други публикации што почнаа да се објавуваат по Втората светска војна, јасен е фактот дека физиологијата на растенијата стана доминантна област во ботаничката литература.

### 1.3 Настанок и еволуција на живите организми

Првите најпримитивни клетки се формирале некаде пред 3,5 милијарди години. Примитивните клетки, структурно и функционално, најверојатно одговарале на прокариотскиот тип на клетки. Првиот модел на прокариотска клетка (без јадро и интерни мембрани), претрпела големи промени, во раната фаза на биолошкото време на Земјата, давајќи бројни преодни форми, меѓу себе различни според метаболичките процеси во начините на користење и добивање на различни видовите енергија. Првите анаеробни форми постепено еволуирале во аеробни. Промените во метаболичките процеси и во структурата се одвивале во текот на повеќе милиони години. Натомошната еволуција на прокариотскиот тип клетки се одвивала кон дефинитивен аеробен начин на живеење, што не го исклучува анаеробниот, кој и понатаму се одржува во заостанатите примитивни прокариоти **Prokarya** и други видови организми.



Слика 1.1 Еволуциски насоки и создавање на живите организми



Клеточната содржина се усовршувала со развивањето на мембранскиот систем, кој со вовлекување ги заобикољува деловите на живата материја, често различни и спротивни една на друга според видот на метаболичката активност, формирајќи на тој начин јадро, митохондрии, пластиди и други морфолошки оформени структури. Така, клетката добива способност да се дели во неколку рамнини, без одвојување на новонастанатите клетки, станувајќи на тој начин повеќеклеточна организација. Се јавува митозата, како делбен процес, со кој рамномерно и еднакво се пренесува наследниот материјал во новообразуваните клетки. На тој начин настануваат потомци како резултат на половиот процес, со што се здобиваат и со наследни својства од двата родитела. Така се создава можност за зголемување на бројот на хромозомите, но и способност да се врши редукција на истите со мејотска делба. Сиве овие промени завршиле со образувањето на нов модел клетка – евкариотска **Eucarya**, сложено организирана, со големи развојни можности. Таа е настаната пред помалку од една милијарда години.

#### 1.4 Филогенетско стебло на живите организми

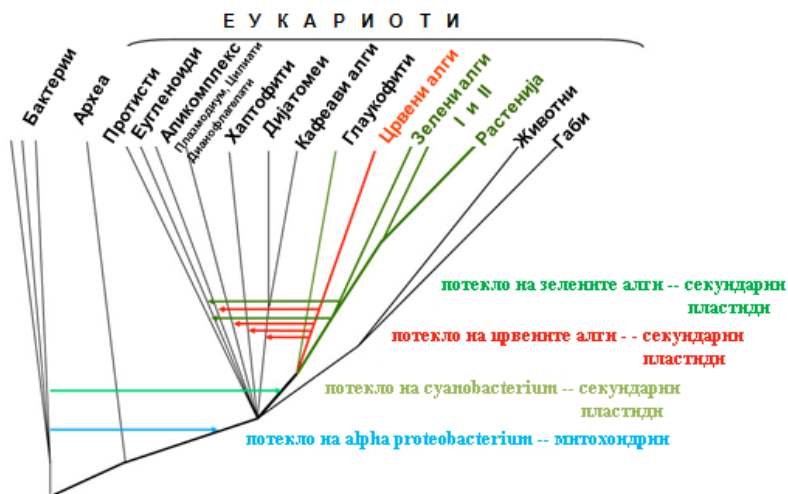
Уште од времето на Aristotele (384-322 п.н.е.) биолозите имале тешкотии со класификацијата на живите организми. Уште од античко време, па сè до XVIII век се сметало дека видовите потекнуваат без оплодување, со скоковити трансформации (пр. црвите од животински лешови), или пак дека се создадени од Господ.

Во прво време, целта била живите организми само да се идентификуваат („вештачка“ шема на класификација). Дури во средината на XVIII век почнуваат да се појавуваат сознанија дека помалата или поголемата сличност помеѓу организмите се темели на нивната помала или поголема сродност. Carolus Linnaeus (1707-1778) ги класифицирал растенијата и другите живи организми во сродни групи, според сродните врски. Потоа, Charles Darwin (1744-1882) во своето дело „Потекло на видовите“ става акцент на еволуциската врска во класификацијата („природна“ шема на класификација), со што се става крај на вештачката класификација на живиот свет, а се отвора поле на размислувања за природната еволуциска врска меѓу живиот свет. Така, во последните 150 години, биолозите го истакнуваат природниот систем на класификација и се обидуваат да ги дефинираат морфолошките критериуми што ја откриваат еволуциската врска на живиот свет.

Денес се знае дека морфологијата, формата и структурата на сите живи организми, е продукт на дејството на нивните гени. Во суштина, сите информации потребни за формирање на комплетен организам се кодирани во неговите DNA секвенци, како во нуклеарната (јадро) така и во цитоплазматската (митохондрии и хлоропласти) DNA. Со анализата на DNA секвенци, како моќен и нов метод, се утврди констатацијата на биолозите за еволутивното потекло на видовите како вистинска природна класификациска шема.

Врз база на добро зачувани DNA секвенци, живите организми се поделени во три големи домени: **Bacteria**, **Archaea** и **Eucarya** (Carl Woese et al., 1990). Така, денес целокупниот жив свет, според типот на клеточната организација, е поделен во две големи групи **Procariota** и **Eucariota**. Во прокариотите спаѓаат сите организми кои немаат вистинско јадро (бактерии, еубактерии и цијанобактерии), за разлика од евкариотите кои имаат јасно дефинирано јадро.

Археите, или *Archeobacteria*, се исто така прокариоти, но се многу различни од бактериите. Покрај биохемиско-физиолошките и морфолошките разлики, археите често се адаптирале на живот во екстремни услови. Филогенетските студии покажале дека археите и еукариотите се одвоиле откако бактериите се одвоиле од заедничкиот родоначалник. Така, *Archaea* и *Eucarya* претставуваат сестрински групи, а овие блиски врски се рефлектираат од сличната организациска структура, RNA поломеразата, присуството на хистони и многу други карактеристики.



Слика 1.2 Природна квалификациска шема и филогенетско стебло на живите организми

**Bacteria - Бактериите** се едноклеточни микроорганизми со едноставна клеточна структура, поедноставна но значително поразлична и од растителните и од животинските клетки. Се размножуваат таму каде што можат да најдат извор на енергија и храна, а тоа е во или на некое друго живо суштество, било да се штетни (предизвикувачи на болести) или корисни (штитат од други штетни бактерии).

**Archaea - Археите** се едноклеточни организми, слични на бактериите и прокариотите, кои немаат издиференцирано јадро или други органели во својата клетка. Во минатото тие се третирали како посебна група бактерии, позната како *Archaeobacteria*, но откако во еволутивната историја се покажаа многу разлики во нивната биохемиско-физиолошка организација во споредба со другите форми на живот, тие се одвоени како посебна група организми *Archae*, воведени во филогенетиката од Carl Woese.

**Protista - Протистите** се најразнообразната група на едноклеточни еукариотски микроорганизми. Слични се на бактериите и другите монери (прокариоти) но за разлика од нив, генетскиот материјал кај протистите DNA е сместен во јадро. Терминот протисти за прв пат е воведен во 1866 година од страна на германскиот биолог и натуралист Ernst Haeckel (1834 - 1919). Протистите, главно, живеат во вода и на влажни места. Некои од нив се фотосинтетски активни како некои едноклеточни алги, а други, пак, се хетеротрофни како едноклеточните животински организми protozoa.

**Euglenoida** - **Евгленидите** се најпознати еноклеточни организми од групата Flagellata, а нивните претставници имаат способност за активно движење бидејќи имаат еден или повеќе камшичиња (флагели). Евгленидите се распространета група организми кои најчесто ги населуваат слатките води богати со органски материи, а многу ретко се жители на солени води.

**Apicomplexa** - **Апикомплексот** е најголемата група на протисти кои се карактеризираат со присуство на органела, т.н. апикопласт. Тоа е нефотосинтетски пластид кој е карактеристичен само за оваа специфична група на организми апикомплекси. Тие се еднојадрени организми, некои формираат спори, а се паразити на животните и човекот. Оваа разновидна група организми се предизвикувачи на многу болести, инфекции и зарази, како што се најкарактеристичните претставници на оваа група плазмодиите *Plasmodium falciparum* и *Plasmodium vivax*, предизвикувачи на маларијата.

**Haptophyta** - **Хаптофитите**, класифицирани како Prymnesiophyta или Haptophyta, се тип на алги што во својата клеточна организација поседуваат хлоропласти и митохондрии со тубуларен систем. Нивните клетки имаат типични камшичиња (флагелум) и специфични органели хаптонема, слични на микротубулите. Оттаму и нивното име хаптонем доаѓа од грчките зборови *haptis* (посегнува, допира) и *nema* (влакно, нишка). Најпознати претставници на оваа група се морските фитопланктони, особено распространети во океаните како микрофосили.

**Phaeophyta** - **Кафеавите алги** се многуклеточни еукариоти кои живеат прицврстени за дното во морињата - седентарен начин на живот. Имаат сложена градба, со добро издиференциран талус. Секоја клетка е еднојадрена, со целулозно-пектински клеточен сид. Во цитоплазмата се присутни хлоропласти кои содржат повеќе пигменти: хлорофил, фукоксантин и фикоеритрин. Телото на кафеавите алги е изградено од голем број клетки, издолжено во форма на лента или конец, или пак, разгрането. Посложените видови имаат талус кој е издиференциран на листовиден дел - **филоид**, чија што основна функција е фотосинтезата, стебловиден дел - **каулоид** и дел со кој алгата се прикрепува за подлогата - **ризоид**. Овие алги се размножуваат бесполово со зооспори и полово.

**Bacillariophyceae** - **Дијатомеите или силикатните алги** се голема група еукариотски алги со космополитско распространување. Најголем дел од дијатомеите се еноклеточни, но има и такви кои формираат колонии. Имињата на групите доаѓаат од морфологијата и градбата на нивните клеточни сидови кои се силикатни и се организирани во форма на кутија со капак. При микроскопските анализи обично овие два дела се одвојуваат еден од друг, па оттука доаѓа и нивното име: грчки  $\delta\acute{\iota}\alpha$  = низ +  $\tau\acute{\epsilon}\mu\upsilon\epsilon\iota\nu$  = да исечеш, односно „исечи на половина”. Се смета дека постојат над 200 дијатомејски родови и над 100.000 рецентни видови кои се распространети во сите типови на слатководни и морски екосистеми, како и на влажни почви.

**Glaucophyta** - **Глаукофитите** се група еноклеточни, поретко колонијални, слатководни алги кои се карактеризираат со присуство на цијанела во клетката.

Цијанелите се хлоропласти настанати со примарна ендосимбиоза, така што оваа група алги, заедно со црвените алги и зелените растенија, се вбројува во кралството Archaeplastida. За разлика од хлоропластите, цијанелите поседуваат пептидогликонски слој помеѓу двете мембрани, што упатува на потеклото на овие хлоропласти од модрозелените бактерии. Сличноста на цијанелите со модрозелените бактерии (цијанобактериите) се согледува и во присуството на исти главни фотосинтетски пигменти – присутни се и хлорофил, а и фикобилини.

**Rhodophyta - Црвените алги** (грчки: *rhodon* = роза + *phyton* = растение, оттука црвено растение) се во најголема мерка морски жители. Бојата на нивниот талус се должи на црвениот пигмент фикоеритрин, кој преовладува над хлорофилот (по што го добиле и името) и им овозможува да вршат фотосинтеза и на поголема длабочина. Постојат многуклеточни црвени алги со разни форми и големини, од обични кончести до такви кај кои талусот е диференциран на *ризоид*, *каулоид* и *филоид* (кои кај некои видови личат на корен, стебло и лист). Се размножуваат бесполово со спори или полово со оогамија. Човекот користи некои видови од црвените алги во неговата исхрана, како на пример, црвената алга порфира *Porphyra*. Оваа алга јапонците ја одгледуваат во подводни градини за исхрана.

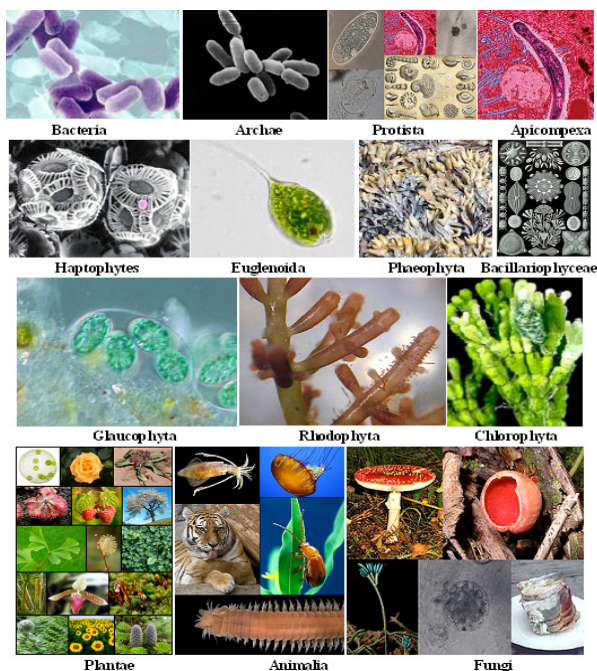
**Chlorophyta - Зелените алги** се еукариотски протисти кои содржат хлоропласти. Притоа, хлоропластите се распределени најчесто кон површината на цитоплазмата. Обично содржат два вида на хлорофил, ксантофили и каротини, но доминира хлорофилот (оттука им доаѓа и името). Хлоропластите кај зелените алги се со разни форми: лентовидни, ѕвездовидни, прстенести, плочести и слично. Бидејќи формата на хлоропластот е постојана за секој вид, ваквото својство се користи за детерминација на овие алги. Според градбата на телото, зелените алги можат да бидат едноклеточни, колонијални, многуклеточни и неклеточни (сифонални). Во однос на големината можат да бидат од мошне ситни едноклеточни, видливи само под микроскоп, до такви кои можат да имаат должина и до половина метар. Клетките на зелените алги имаат клеточен сид и клеточна мембрана. Клеточниот сид кон внатрешноста е целулозен, а кон периферијата е изграден од пектин. Најголемиот број зелени алги живеат во слатките води (прицврстени за подлога или слободни). Помал број од нив живее во морињата како планктонски форми, а поголемите се крајбрежни сесилни форми.

**Plantae - Растенијата** се многуклеточни автотрофни организми кои обично живеат прикрупени на почвата. Најраните фосили од растенија се од почвени, т.е. васкуларни растенија. Фосилните и биохемиските истражувања укажуваат на тоа дека растенијата еволуирале од многуклеточни зелени алги. Генерално, растенијата се делат на *неваскуларни* (оние кај кои ситестите клетки не содржат лигнин и кај кои отсуствува спроводен систем - ксилем и флоем) и *васкуларни* (оние кај кои ситестите клетки содржат лигнин и имаат ксилем и флоем). Растенијата се примарни произведувачи на органска материја со фотосинтеза, во сите копнени и помал дел од водните екосистеми, со што претставуваат основна храна за сите останати живи организми. Тие го започнуваат движењето на енергијата во екосистемот преку метаболичките процеси на организмите.

**Animalia** - Животните се многуклеточни хетеротрофни организми, од кои поголем дел минуваат одредени растојанија во потрага по храна, а друг, помал дел, имаат постојано место на живеење - седентарен начин на живот. Тоа е најголемата група на живи организми, до денес познати над два милиона различни видови, од црви помали од една точка, па сè до огромни слонове и сини китови. Сосема е веројатно дека постојат барем уште толку видови што треба да се откријат. Вкупниот број на животински видови можеби е поголем и од 10 милиони.

**Fungi** - Габите се сувоземни еукариотски организми, иако нивниот развој бара влага. Само најпримитивните од нив живеат во вода. Најголема група претставуваат почвените габи, други се паразити на животните или растенијата, а трети се наоѓаат на органски отпадоци и производи. Нема материја на која не би можеле да се развијат габи. Тие ја дигестираат храната екстерно и ги апсорбираат хранливите молекули во своите клетки. Телото им е изградено од нишки (хифи). Свкупноста од хифи се определува како мицелиум. Кај пониските организми мицелиумот е едноклеточен. Кај едни форми клетките имаат сферична форма, со едно клеточно јадро (квасни габи), а кај други мицелиумот има типичен вид - клетката е силно разгранета и повеќејадрена (мувла). Кај вишите габи мицелиумот е повеќеклеточен и клетките се двојадрени. Пигментираната клеточна обвивка е изградена од хитинска материја или кај некои попримитивни видови од целулоза и пектин. Во клетките на габите нема хлоропласти. Како резервна материја не се натрупува скроб како кај растенијата, туку гликоген и масти карактеристични

за животните. Габите се многу значајни од економски аспект: квасецот е одговорен за ферментацијата на пивото и лебот, а фармите со печурки се голема индустрија во некои земји. Габите се основни разградувачи на мртвите растенија и на живата материја во многу екосистеми и вообичаено можат да се видат во стар леб како мувла.



Слика 1.3 Филогенетско стебло на живите организми претставено со слики



---

## 2. ХЕМИСКИ СОСТАВ НА РАСТЕНИЈАТА

Во сложените евкариотски живи системи, вклучувајќи ги и растенијата, се одвиваат сложени биохемиско - физиолошки процеси, одговорни за растот, развојот и размножувањето, како и за одвивање на животот во целина. Растенијата претставуваат комплексна организациско- функционална целина составена од голем број различни хемиски елементи. Растенијата имаат специфичен хемиски состав, кој е условен од растителниот вид, просторот во кој се развиваат како и од низа други еколошки услови. Како и другите живи организми, така и растенијата, имаат способност за одржување на стабилноста на внатрешната средина, затоа тие се стремат да го одржат и својот хемиски состав стабилен. Оваа нивна особина се нарекува *хомеостаза*. Видот и количината на одредени хемиски елементи и молекули во органите и ткивата на растенијата е условен од низа генетски, еколошки, физиолошки и други фактори.

Во основа, растенијата се составени од две главни компоненти: **вода и суви материи**. Количински водата зазема најголем дел од растението, застапена е во повеќе форми, се прима на различни начини и е најважно соединение за растенијата, што детално е образложено во следното поглавје.

Сувите материи се составени од: **минерални материи** и **органски материи**.

Во сувите материи органската компонента е застапена со голем процент (>95%), додека минералните материи, кои го сочинуваат елементарниот состав или пепелта, зазема многу мал процент од сувите материи (<5%).

### 2.1 Минерални материи - елементарен состав

Се смета дека растенијата се изградени од 107 елементи од природниот систем на хемиски елементи, што укажува на квалитетниот состав на растенијата, а според бројот на присутните хемиски елементи одговара на квалитативниот состав на неживата природа. Сепак, растенијата битно се одделени од неживата природа, со оглед на различната квантитативна застапеност на поедини елементи во ткивата на растенијата, како и нивната поврзаност во прости или сложени молекуларни соединенија во структурно - организациска и функционална целина на растителните органи. До денес, во растенијата се проучени околу 60 елементи, и истите се утврдени во физиолошките процеси на растенијата. Елементите што се наоѓаат во состав на растенијата можат да се класифицираат на повеќе начини. Најчеста класификација е според квантитативната застапеност и функцијата што ја вршат, а можат да се поделат во три групи:

- **неопходни елементи** за градбата и нормалниот развој (I група);
- **корисни елементи**, чија биолошка функција не е доволно проучена (II група);
- **останати елементи**, сите други чие присуство се смета за случајно (III група).

Во елементите од првата група, што се неопходни за развојот на растенијата, се вбројуваат и најраспространетите елементи **C, O, H, N, P и S**, па затоа оваа група се нарекува уште и како **биогени елементи**. Од сите нив, 4 заземаат најголем процент од сувите материи, а тоа се: **C, O, H, и N**, со 95%, а до 100% учествуваат другите елементи, односно остатокот од 5% им припаѓа на елементите што влегуваат во составот на пепелта.

Табела 2.1 Поделба на елементите во групи и нивната функција

Група	Симбол на елементот	Наоѓање и функција во растението
<b>I неопходни</b>	C, O, H, N, P, S, Ca, K, Cl, Na, Mg, Zn, Fe, Cu, Mn, Mo, Co, Se, J, B	Се наоѓаат во составот на ензимите, хормоните, витамините, и се сметаат за незаменливи.
<b>II корисни</b>	Sr, Br, F, Si, Cr, Be, Ni, Li, Cs, Sn, Al, Ba, Rh, Ti, Ag, Ga, Ge, As, Sb, U, Th, V	Влегуваат во составот на соединенија чија функција во метаболизмот не е доволно проучена.
<b>III останати</b>	Tl, Nb, In, Te, La, Pr, Nd, Eu, Tb, Er, W, Hg, Pb, Cd, Re	Ги има во растенијата, но нема податоци за нивната функција во метаболизмот.

Распространетоста и квантитативната застапеност на биогените елементи во органите и ткивата на растенијата е многу различна. Затоа, според количината, а и важноста што ја имаат во растението, се поделени во три групи: елементи неопходни за изградба и нормален развој (I група), елементи чија биолошка функција не е доволно проучена (II група), елементи чие присуство се смета за случајно (III група).

За животот на растенијата од посебно значење се **16** биогени и неопходни елементи, каде што молибденот е граничен елемент помеѓу макро и микробиогените елементи, а нивниот количински однос во сувата маса и релативниот број на атоми во однос на молибденот се дадени во табела 2.2.

Табела 2.2. Просечна количина неопходни елементи во однос на сувата маса

Елемент	Симбол	Масен удел во сувата маса (%)	Релативен број на атоми во однос на Мо
Водород	H	6.0	60.000.000
Јаглерод	C	45.0	40.000.000
Кислород	O	45.0	30.000.000
Азот	N	1.5	1.000.000
Калиум	K	1.0	250.000
Калциум	Ca	0.5	125.000
Магнезиум	Mg	0.2	80.000
Фосфор	P	0.2	60.000
Сулфур	S	0.1	30.000
Хлор	Cl	100	3.000
Бор	B	20	2.000
Железо	Fe	100	2.000
Манган	Mn	50	1.000
Цинк	Zn	20	300
Бакар	Cu	6	100
Молибден	Mo	0.1	1

Според количината и застапеноста во растенијата, елементите се делат на: *макроелементи* застапени во количина повеќе од 0.001%, *микроелементи* во количина од 0.001 – 0.000001% и *ултрамикроелементи* во количина помала од 0.000001%.



Табела 2.3 Поделба на биогените елементите во групи и нивна застапеност

Група	Симбол на елементот	Застапеност во %
Макробиогени	C, O, H, N, K, Ca, Mg, S, P	повеќе од 0.001%
Микробиогени	Fe, Zn, Cu, B, Mn, Co, Mo	од 0.001% до 0,000001%
Ултрамикробиогени	Al, Si, J, Cl	под 0,000001%

Елементите што влегуваат во состав на растителните тела потекнуваат од воздухот, водата или земјата. Целиот јаглерод, што е градивен елемент на сите органски соединенија, растенијата го земаат од воздухот во облик на  $\text{CO}_2$ . Кислородот, главно, е со потекло од  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  од воздухот, а третиот најраспространет елемент, водородот со значителен дел доаѓа од водата. Растението може да прими извесни количини азот и сулфур од воздухот, во облик на  $\text{NH}_3$  и  $\text{SO}_2$ , но сепак земјата е главен извор на овие, како и на сите останатите хемиски елементи.

## 2.2 Состав на пепелта

Како што е познато, најзастапена компонента на вегетативните органи на растението е водата. Кога водата ќе се отстрани со сушење на 70-80 °C, сувиот остаток се состои од различни органски и неоргански соединенија, кои ја сочинуваат сувата маса. Со согорување на растението на 500°C, елементите кои влегуваат во органските соединенија се отстрануваат како гасови ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{SO}_2$ ), а остатокот е пепел, кој содржи оксиди на минерални материи. Иако количината на пепелта е многу ретко поголема од 5-10% од сувата тежина, состојките на пепелта се од големо значење во метаболизмот и без нив растенијата не би можеле да опстанат.

Количината на пепел е различна кај различни растителни органи. Најголема количина има во листовите (кај листови од тутун 15-25%), а многу помалку во другите органи (зрно од жито 2-3%; зрно од легуминози 3-4%; слама 4-7%). Најмалку пепел има во плодовите (3%), а кај дрвните растенија во дрвенестиот дел од стеблото (1%).

Ако пепелта се означи со 100%, процентот на хемиски материи што влегуваат во пепелта е различен за различните органи на ист вид, а исто така различен и за исти органи кај различни растенија. Така, на пример, просечната застапеност на **K** кај некои растителни органи и растителни култури, (од вкупната пепел 100%) е следната:

Семе од: пченица 30%; пченка 29%; детелина 13%;

Растение: пченица 13%; пченка 27%;

Корен од шеќерна репка 60%; компир 53%.

Може да се констатира дека **K** најмногу го има во коренот од шеќерната репка и во компирот. Оваа констатација што е тесно поврзано со губрењата на овие култури со овој елемент.

Просечната застапеност на **P** кај некои растителни органи и култури е следната:

Корени од: шеќерна репка 17%; компир 12%;

Растение: пченица 5%; пченка 9%; детелина 10%;

Семе од: пченица 47%; пченка 45%; детелина 37%.

Фосфорот е помалку застапен од **Ca**, посебно во коренот и во самото

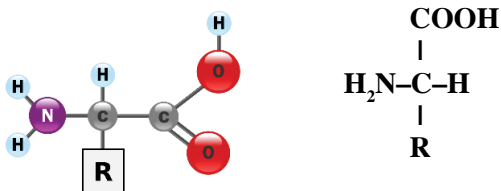
растение (стабло и листови), додека во семето застапеноста на фосфорот е значително повисока во споредба со калиумот. За разлика од горенаведените два биогени елемента, калциумот е застапен во помали количини, и тоа:

Корени 2,6-6%; Стебло и лист кај житни култури 6%; Детелина 3%; Семе 3-6%.

### 2.3 Органски материи

Органските материи во растението се создаваат во текот на биохемиско-физиолошките процеси. Тука спаѓаат: **аминокиселини, пептиди, протеини, биорегулатори, јаглени хидрати, липиди и нуклеински киселини.**

**Аминокиселините**, според својот хемиски состав, се органски киселини што во основата на својата структура имаат amino и карбоксилна група врзани за ист јаглероден атом, т.н.  $\alpha$ -C атом. Природниот страничен синџир, означен како R група, е основа за утврдување на разликите во структурата на другите аминокиселини.



Слика 2.1 Модел на аминокиселина

Во синтезата на протеините учествуваат 20 amino киселини: **аланин, валин, леуцин, изолеуцин, пролин, глицин, серин, треонин, цистеин, триозин, триптофан, аспаргин, аспаргинска киселина, глутаминска киселина, глутамин, лизин, хистидин, фенилаланин, аргинин и метионин.** Покрај овие 20 протеински аминокиселини се синтетизираат поголем број (околу 400) т.н. непротеински аминокиселини, што врз база на хемиската структура се вбројуваат во оваа структурна група. Sprema биохемиската функција аминокиселините се класифицираат во три групи, и тоа:

**Есенцијални (незаменливи) аминокиселини** - се синтетизираат од страна на растенијата, но не и од човекот и животните (валин, леуцин, изолеуцин, фенилаланин, триптофан, метионин, треонин и лизин).

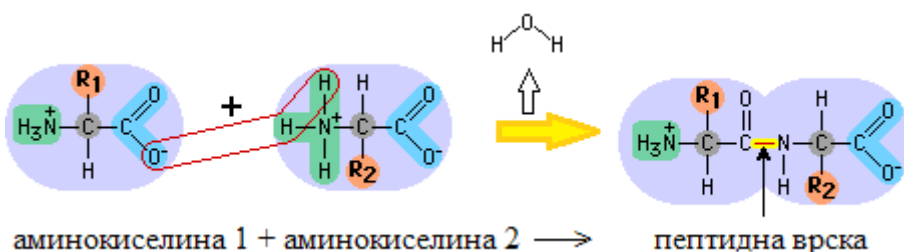
**Условно есенцијални аминокиселини** - покрај растенијата, ги синтетизираат и хетеротрофните организми, но во одредени физиолошки состојби на организмот, како интензивен раст или болест, мора да се внесуваат во организмот со храната.

**Неесенцијални (заменливи) аминокиселини** - ги синтетизираат сите организми во доволни количини.

Што се однесува до елементарниот состав, аминокиселините се изградени од C, H, N и O, а само цистеинот и метионинот содржат и S. R групите на  $\alpha$ -C атомот меѓусебно се разликуваат според големината, просторната ориентација, структурата, присуството на функционални групи и друго, што го одредува идентитетот на аминокиселините.

**Пептидите** се амидни аминокиселини. Настануваат со полимеризација на аминокиселините со нивна поврзаност со пептидни врски, формирајќи пептиди со две или повеќе аминокиселини врзани во синџир. Пептидна врска, која по природа е амидна врска, настанува како резултат на реакција на ОН групата од карбоксилната  $\text{COOH}$  група од едната аминокиселина со еден Н атом од аминокиселината  $\text{NH}_2$  од другата аминокиселина. Притоа, се ослободува една молекула на вода. Пептидите се делат на:

- **Олигопептиди** (oligo, грчки = неколку) составени од 2-10 аминокиселини;
- **Полипептиди** (poli, грчки = многу, повеќе) составени до 100 аминокиселини;
- **Протеини** составени од над 100 аминокиселини.



Слика 2.2 Настанување на пептидна врска од две аминокиселини

Пептидната врска (слика 2.2) може да биде *cis* и *trans* врска, во зависност од распоредот на соседните  $\alpha$ -C атоми од пептидната врска, а ако се на спротивната страна тогаш е застапена *trans* врска, што е најчеста кај растителните пептиди.

**Протеините** се биополимери со голема молекуларна маса, изградени од аминокиселини (од 100 до приближно 1.000) поврзани со пептидни врски што одговара на релативна молекуларна маса ( $M_r$ ) од 10.000 до 100.000 D (Далтони) и повеќе. Протеините имаат две есенцијални карактеристики: тие се основни структурни материи во градбата на секоја клетка и имаат карактеристична активност и функција, а се носители на основните животни функции. Може да се каже дека не постои живот без протеини. Нивната физичко-хемиска особина е заснована врз колоидниот карактер на молекулот на протеините (гел-сол), што е условен од извонредно големата молекуларна маса.

Табела 2.4. Процентуален удел на протеините во сувата маса

Култура	Протеини %	Култура	Протеини %	Култура	Протеини %
Краставица	0,01	Компир	2	Рицинус	16-24
Пиперка	1,2-1,6	Пченка	10	Сончоглед	15-10
Зелка	1,5	Пченица	12	Соја	30-40

Најчеста класификација на протеините е на сложени и прости:

**Прости (неконјугирани) протеини** - содржат само аминокиселини во својот состав.

**Сложени (конјугирани) протеини** – покрај протеинскиот дел содржат и непротеински дел кој се нарекува простетична група. Простетичната група може да биде некој јаглен хидрат, липид, нуклеинска киселина, метал, пигмент, фосфатен остаток и друго. Според природата на простетичната група сложените

протеини се делат на неколку групи и тоа: гликопротеини, липопротеини, нуклеопротеини, металопротеини и други.

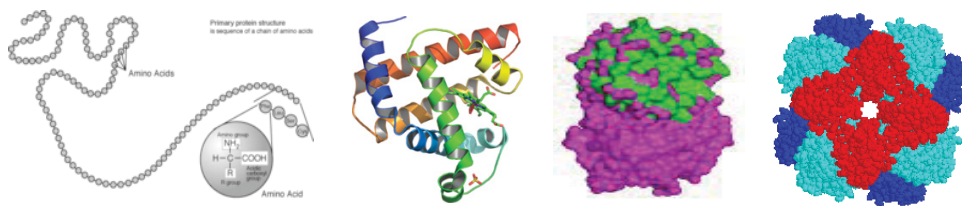
Молекулот на протеините во просторот може да биде организиран во 4 структури: *примарна, секундарна, терциерна и квартерна структура* (Слика 2.3).

*Примарната структура* е најпроста и е претставена со полипептидната низа, во која аминокиселините се линеарно подредени една зад друга, според строго определен распоред, број и вид ( $\text{H}_2\text{N-Leu-Gly-Thr-Val-Arg-Asp-His-COOH}$ ).

*Секундарната структура* е претставена со спирала, уште наречена и алфа спирала, затоа што полипептидната низа не е праволиниска, а најчесто образува спирали, блиску поставени една до друга

*Терциерната структура* настанува со повеќекратно спирализирање на алфа спиралата, при што се образува една топчеста формација. Оваа структура е карактеристична за глобуларните протеини, каков што е миоглобинот.

*Кватерната структура* настанува со меѓусебно врзување на повеќе молекули со терциерна структура. Таков е молекулот на хемоглобинот, каде што има четири полипептидни низи со квартерна структура.



Слика 2.3 Структура на протеините: а) примарна; б) секундарна; в) терциерна; г) квартерна

**Биорегулатори** се органски биомолекули што на различен начин ги стимулираат или регулираат многубројните реакции и процеси во метаболизмот на растенијата. Во оваа група спаѓаат **ензими и коензими, витамини и фитохормони**.

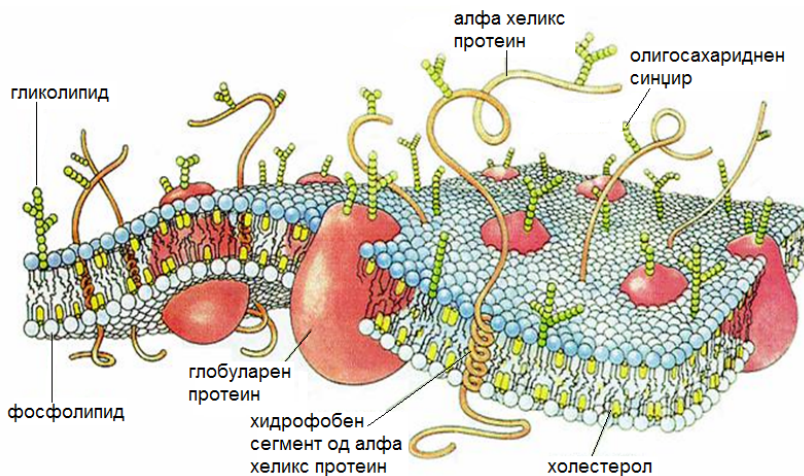
**Јаглехидрати** се полихидроксилни соединенија (алдехиди или кетони) или сложени соединенија што со хидролиза даваат полихидроксилни соединенија. Изградени се од С, О, и Н како основни елементи, а се изразуваат со општата формула  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ . Кај повеќето јаглехидрати, односот помеѓу Н:О е 2:1 (гликоза  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ ), но има и отстапки (рамноза  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_5$ ). Тоа се најраспространетите примарни биомолекули, со оглед на тоа дека со фотосинтезата годишно се синтетизираат 100 милиони тони јаглени хидрати. Имаат разновидни и често различни физичко-хемиски својства. Тие можат да бидат кристални или аморфни, растворливи или нерастворливи во вода, подложни на оксидација или стабилни, способни за хидролиза или не, и други различни својства. Во зависност од својствата, сложеноста на структурата и особините, јаглените хидрати се класифицираат во три структурни групи:

- **моносахариди и нивни деривати (прости шеќери)** - не хидролизираат;
- **дисахариди и олигосахариди** - хидролизираат на 2-10 моносахариди;

- **полисахариди (грукани)** - хидролизираат на многу (10-1.000) моносахариди, и тоа: **хомополисахариди** - со хидролиза даваат повеќе идентични прости јаглехидрати и **хетерополисахариди** - со хидролиза даваат повеќе структурно различни моносахариди.

**Липидите** се компоненти нерастворливи во вода, а растворливи во неполарни органски растворачи. Според природната хемиска структура, тие најчесто се дефинираат како естри на глицеролот и вишите масни киселини. Масните киселини, заситени или незаситени, имаат карбоксилна група како поларна глава и јаглеводороден синџир како неполарна опашка. Најзастапени липиди (масти и масла) во растенијата се ацил-липидите, а според функцијата се делат на **резервни и мембрански липиди**.

**Резервните липиди** (триацилглицероли) се складираат во различни растителни органи, но најмногу ги има во семето, каде служат како резервоари за С и енергија (АТР) наопходна за ртење на семето. Со нивната оксидација се добива двапати повеќе енергија во споредба со оксидацијата на јаглехидрати.



Слика 2.4 Фосфолипидна двослојна клеточна мембрана

**Мембранските липиди** во растенијата, главно, се гликозилглицериди и фосфоглицериди, а во основа имаат трихидроксилен алкохол – глицерол (Слика 2.4).

Мастите и маслата од растително потекло имаат големо економско значење, затоа што се користат како храна и суровина за енергија (биодизел). Кај нас најмногу се користат маслата од сончоглед и пченка како и од маслодајната репка и сојата. Маслото во пченката содржи 0,1% витамин Е, кој ја зголемува хранливата вредност на маслото и дејствува антиоксидантно.

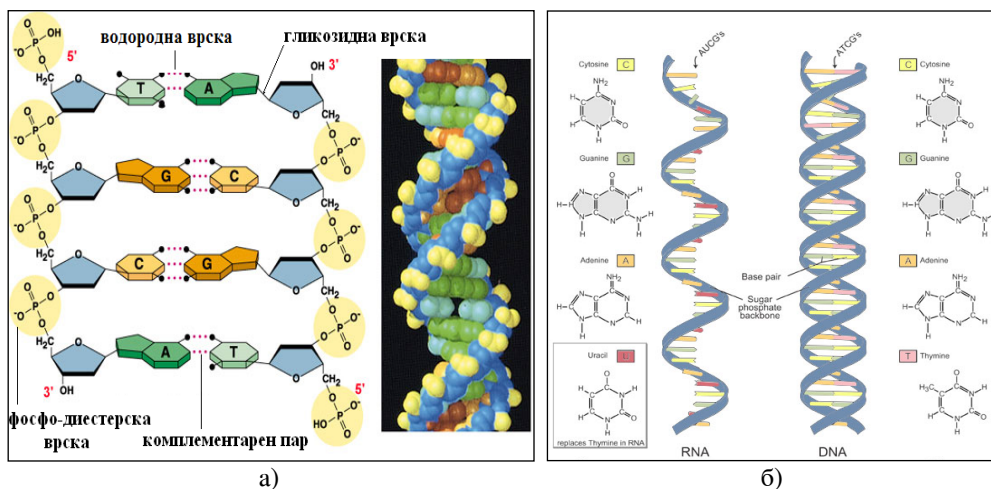
**Нуклеинските киселини** се есенцијални високомолекуларни азотни соединенија со полинуклеотиден состав, во нив се кодирани основните својства на животот – размена на материјата, променливост и наследување. Тие ја сочинуваат основата на животот, па според својата улога во биосинтезата на биополимерите се нарекуваат **програмери на животот**. Нуклеинските киселини според својот

состав се делат на **деоксирибонуклеински (DNA) и рибонуклеински (RNA) киселини**. И двете нуклеински киселини се изградени од: **азотни бази, шеќер и фосфорна киселина**. DNA е составена од два полидеоксирибонуклеотидни синџира, а RNA од единечен полирибонуклеотиден синџир.

Азотните бази (нуклеобазите) се **пуриински**: аденин (A) и гуанин (G) и **пиримидински**: цитозин (C), урацил (U) и тимин (T). Урацилот влегува во состав само во RNA, а тиминот само во DNA. Врската која ја спојува азотната база со шеќерот е гликозидна. Во состав на RNA влегува шеќерот рибоза, а во DNA деоксирибоза.

Нуклеинските киселини се лоцирани во клетката, и тоа DNA се наоѓа во јадрото, хлоропластите и митохондриите (DNA, chDNA, mtDNA), а RNA во зависност од функцијата во различни делови од клетката, и тоа: во јадрото (iRNA информациска), во хијалоплазмата, хлоропластите и митохондриите (tRNA транспортна) и во рибозомите (rRNA рибозомска). DNA го одржува генетското наследство и на тој начин го одржува биолошкиот континуитет, додека RNA помага во синтезата на протеините, така што секоја RNA (iRNA, tRNA и rRNA) при синтезата на протеините имаат точно одредена функција.

Нуклеинските киселини имаат две карактеристични функции: автокаталитичка и хетерокаталитичка. Првата подразбира својство на самообновување што е специфично само за DNA. Процесот со кој информациите од молекулот на DNA (геном) се копираат во комплементарна секвенца на рибонуклеотидот RNA се нарекува **транскрипција**.



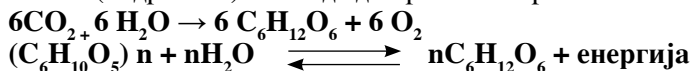
Слика 2.5 Шематско претставување на: а) структура и модел на DNA; б) структурна разлика помеѓу DNA и RNA



### 3. ВОДЕН РЕЖИМ КАЈ РАСТЕНИЈАТА

#### 3.1 Улогата на водата во животните процеси на растението

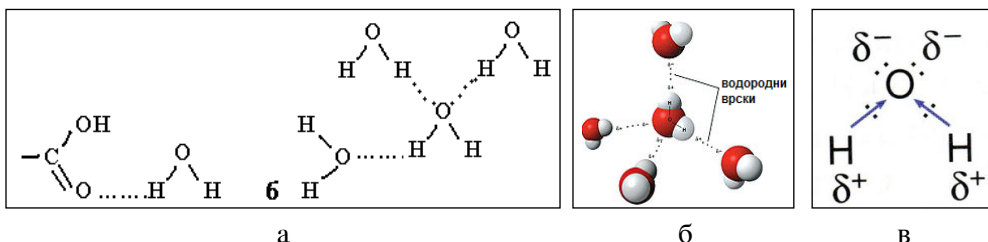
Водата е една од основните состојки на сите живи суштества. Физиолошкото значење на водата потекнува од самиот факт дека животот настанал во вода. Водата е основен фактор за животот на секој жив организам. Целата структура на растението се одржува од водата. Таа е растворувач и транспортер на материите во растението, фактор за бројни физиолошки процеси, меѓу другото, затоа што е извор на  $H^+$  јон и  $O_2$  во растението. Основниот физиолошки процес - фотосинтеза се одвива благодарение на учеството на водата и  $CO_2$ . Притоа, водата учествува и при процесот на хидролиза. На пример, скробот не може да се разложи (хидролиза) без вода до прост шеќер.



Протоплазмата содржи голема количина вода (околу 75%), додека содржината на вода во клеточната вакуола е над 90%. Од вкупната примена количина вода, растенијата задржуваат само 2%, а преостанатата количина во вид на водена пареа оди во надворешната средина. Само минимален дел од примената вода, само околу 0,2%, се користи во фотосинтезата.

##### 3.1.1 Особини на водата

Водата ја одржува **топлинската енергија** и ги заштитува растенијата од прегревање, бидејќи бавно се загрева и лади. Водата има физичко својство да поседува **површински напон** кој доаѓа од нејзината градба и затоа создава капки. Ова својство влијае врз другите својства: водородните врски меѓу водата и другите материји.



Слика 3.1 Водородна врска (испрекината линија): а) меѓу водата и карбоксилната група; б) помеѓу молекулите на водата и в) поларна структура на молекулот на вода

Со водородни врски водата може да се врзе со различни хидрофилни групи, како што се:



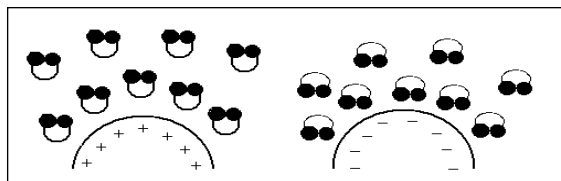
Водата има привлечни сили помеѓу молекулите, голема отпорност на кинење и поседува **васкуларен транспорт**. Водата има својство на **кохезија** (привлечна сила на молекули од исти тип) и затоа има висок воден столб.

Водата врие на 100°C и мрзне на 0°C, при нормален притисок од 101.325 Pa, но кога во неа има растопена супстанција, тогаш температурата на вриење и мрзнење се поместува над 100°C и под 0°C. Клеточниот сок е вода во која има растворени супстанции од органско и минерално потекло, па според тоа, водата е фактор за отпорност на растенијата на ниски и високи температури.

Водата поседува својство на **електроспроводливост** и затоа растенијата спроведуваат струја. Оваа спроводливост зависи од концентрацијата на клеточниот сок, т.е. од јоните во него итн. Водата ги растовара гасовите, посебно  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$ , а послабо  $\text{O}_2$ . Затоа, во меѓуклеточниот простор има слободен  $\text{O}_2$ .

Познато е дека водата **дисоцира**  $\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}^+ + \text{OH}^-$ . Оваа својство придонесува водата да прави водени обвивки околу органските материи. Тоа е важно за протоплазмата која е колоиден систем, а водата врши хидратација.

Водата врши **хидратација** и ги создава колоидите на протоплазмата. Од физичко – хемиски аспект, протоплазмата се однесува како сложен колоиден систем, каде важна улога имаат хидрофилните колоиди. Честичките на хидрофилните колоиди носат електричен полнеж со што ги привлекуваат молекулите на водата, и околу нив создаваат водена обвивка.



Слика 3.2 Ориентација на молекулите на вода на површината на хидрофилните колоиди

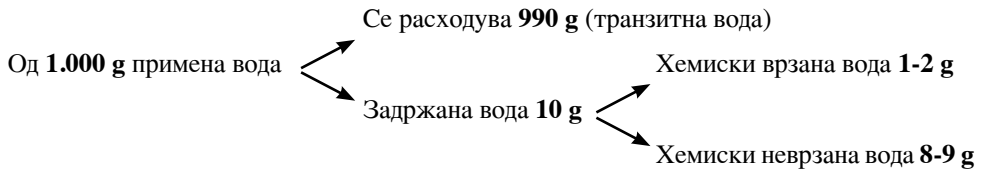
Од големо значење за растенијата е тоа што водата е **безбојна**, добро ја пропушта светлината, а со што овозможува да допре и до подлабоките слоеви на ткивата. Водата ги апсорбира инфрацрвените зраци, со што е добар тоplotен изолатор. Особината на водата да го пропушта видливиот дел на спектарот од сончевата светлина е исклучително значајна за водените растенија.

Под **воден режим** кај растенијата се подразбира примање, движење и губење на водата, што претставува учество на водата во сите физиолошки процеси од нејзиното примање па сè до нејзиното губење. Одржувањето на водениот биланс кај растенијата зависи од повеќе фактори, како што се: развиеноста на кореновиот систем, особините на покривните ткива, средината во која се развива растението, и сл. Најголема количина вода растението троши при процесот на транспирација, и тоа околу 500g вода за 1g прираст на сува материја, што значи сооднос 500:1. Може да се заклучи дека растенијата бараат околу 50 пати повеќе вода отколку што е тежината на нивната сува материја. Најголема количина на вода само поминува низ растението (транзитна вода) и се губи во вид на транспирација.



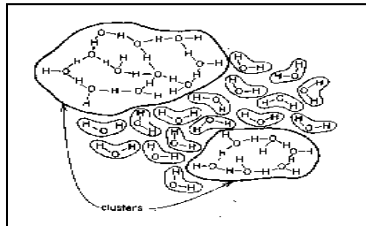
### 3.2 Форми на водата во растенијата

Под хидратација се подразбира врзувањето на водата со честичките на материите, независно од тоа со какви сили е условена таа врска. Водата која останува врзана за такви честички во ткивата се нарекува **врзана вода**, за разлика од онаа која е излачена од ткивата, а која се нарекува **слободна вода**.



Под **слободна вода** се подразбира онаа вода која ги сочувала сите особини на чиста вода. Постои мислење дека во клетката околу 90% од водата според своите особини е чиста вода. Слободната вода во клетката е најподвижна и затоа растенијата неа најпрво ја губат.

Под **врзана вода** се подразбира појавата на заемните врски на водата со другите компоненти, што придонесува за намалување на нејзиното движење. Таа може да биде **осмотски врзана**, **колоидно врзана** или **хигроскопска**. Доколку содржината на слободната вода се намалува, истовремено се зголемува и вкупната количина на врзана и колоидно врзана вода, како и степенот на хидратација на колоидите и осмотскиот притисок и обратно.



Слика 3.3 Шематски приказ на полимери и слободна вода

**Хемиски неврзаната вода** што се наоѓа во растенијата ја одржува хидратациската состојба на растителното ткиво. На прво место, тоа е водата во клеточниот сок, што го условува тургорот на клетката. Тука спаѓа и водата што се наоѓа во протоплазмата и во клеточниот сид. Хемиски неврзаната вода во протоплазмата има улога на растворувач, каде се одвиваат бројните биохемиски реакции.

**Хемиски врзаната вода** е оној дел од водата што користи во фотосинтезата за синтеза на органски соединенија и за низа ензимски процеси, како што се разни хидролизи, оксидации и сл. Тоа е вода што, исто така, е извор на водород, а помалку и на кислород, што влегуваат во состав на органските соединенија, од кои е изградено растението.

### 3.3 Содржина на водата во растенијата

Содржината на водата варира во растенијата варира во широки граници, а овие варирања зависат од: видот на растението, староста, типот на органите, температурата, релативната влажност во воздухот, влагата во почвата и многу други фактори.

Во принцип, во младите и свежи ткива содржината на вода е поголема отколку во старите ткива. Поради тоа сите врвни делови на растението, листот и коренот, се свежи и содржат 85-90% вода (Табела 3.1). Во другите органи водата ја има помалку. Во текот на годината процентот на вода варира, а со тоа варира и содржината во органите во различни фази од развојот. Така, зрно од житни култури во млечна зрелост содржи 65%, а во полна 10-14%; лист од круша во мај 73%, а во август 59%.

Со стареењето во органите опаѓа слободната вода, а се зголемува врзаната вода. Содржината на вода се менува и во текот на едно деноноќие. Во утринските часови е најголема, потоа се намалува и достигнува минимум на пладне, а потоа пак се зголемува. Овие колебања се условени, пред сè, од влажноста на воздухот и од зголемувањето на температурата.

Табела 3.1 Содржина на вода кај некои растенија

Орган	Растителен вид	Содржина на вода %
корен	јачмен, врвен дел	93.2
	бор, врвен дел	90.2
	морков	88.0
	сончоглед	71.0
стебло	аспарагус	88.3
	сончоглед	87.5
	бор, дрвенест дел	60.0
лист	салата	94.8
	зелка	86.0
	сончоглед	81.0
	пченка	77.0
плодови	домат	94.1
	лубеница	92.1
	јагоди	89.1
	јаболка	84.0
семе	пченка и други жита	14.0
	маслодајни растенија	10.0
	кикиритки	5.0

При високи температури (во споредба со контролни растенија), значително се намалува содржината на вкупната слободна вода, а значително се зголемува содржината на врзаната вода. Содржината на врзаната вода зависи, пред сè, од интензитетот на синтезата и хидролизата на сложените органски соединенија при високи температури, т.е. од отпорноста на генотипот на високи температури.

Тоа укажува дека *содржината на слободната вода го одредува интензитетот на физиолошките процеси, а содржината на врзаната вода – отпорноста на растенијата спрема неповолните услови на надворешната средина.*

Факторите што влијаат на водениот режим во растенијата може да се: **еколошки** - температура на воздух и почва, ветер, вода во почвата, релативна влажност на воздухот, и **агротехнички** - наводнување, прихранување со минерални и органски губрива, нега на посевот, засенување и др.

### 3.4 Примање на водата во растенијата

Примањето на водата во растенијата се базира врз животните процеси во растението, што се одвиваат во ткивата преку разни биохемиско - физиолошки појави. Физиолошката активност на растенијата не се одредува според количината на вода, туку според големината на хемискиот и водениот потенцијал. Се смета дека растенијата ја примаат водата на два начина: **активно** и **пасивно**. И во двата случаи активната сила што ја движи водата е падот на хемискиот потенцијал на водата. **Хемискиот потенцијал на водата** претставува способност на водата што се наоѓа во некој систем да изврши одредена функција што ја поседува чистата вода.

Односот помеѓу активното и пасивното примање на водата е различен. Се смета дека кај водените растенија пасивно примање на водата воопшто не постои, а кај четинарите многу мал процент вода се усвојува со активно примање.

Водата се прима непрекинато и се предава понатаму од клетките на коренот до спроводните клетки. Има податоци што покажуваат дека силата на впивање од внатрешноста спрема надворешноста се зголемува, така што клетките кои се непосредно најблиску до водата имаат најголема сила на впивање. За примање и движење на водата, а со неа и растворливите минерални материи во растението, покрај анатомската градба на растението и животните активности на одделни ткива и органи, многу се важни и некои физички појави. Овие појави се манифестираат и во растението, како што се: дифузија, осмоза, воден потенцијал, осмотски потенцијал, потенцијал на матриксот и други физичко - хемиски појави.

#### 3.4.1 Дифузија

Дифузија претставува процес на движење на молекулите (честичките) од место со повисока концентрација кон место со пониска концентрација, со цел да се изедначат и двете концентрации. За да постои процес на дифузија мора да постои градиент на концентрација. Изедначувањето на концентрациите не значи престанување на движењето на молекулите, туку само завршување на процесот дифузија (мешање). Така на пример, кога коцка шеќер е ставена во вода, шеќерот ќе се движи во водата, но подоцна и водата и шеќерот ќе се израмнат со концентрациите. Дифузијата е завршена со мешање на тие два раствора. Во овој процес се создаваат два потенцијала, едниот е хемиски потенцијал на чистиот растворувач, а другиот е хемиски потенцијал на растворот.

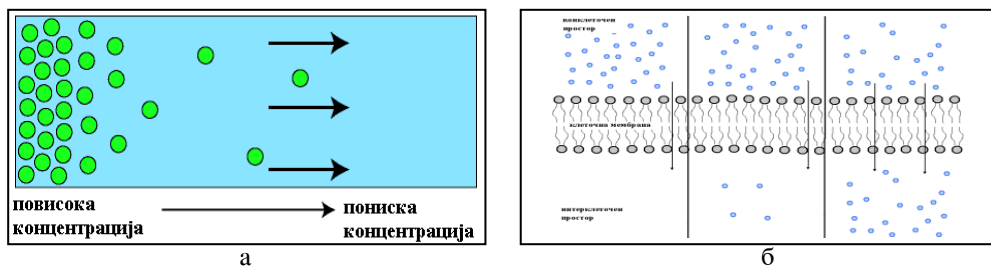
Важно е да се напомене дека движењето на молекулите претставува работа, при што се троши енергија, а расположливата енергија за да се изврши една работа се вика слободна енергија. Слободната енергија со која располага еден mol на некоја супстанција се вика **хемиски потенцијал** на таа супстанција.

Тој претставува мерка за енергија која на супстанцијата може да ѝ користи за извршување на некоја работа, движење или хемиска реакција. Хемискиот потенцијал на водата се вика **воден потенцијал** и се обележува со буквата  $\Psi$  (пси) или  $\Psi_v$ , а се мери во бари или атмосфери ( $1 \text{ bar} = 1,01 \text{ atm}$ ).

Хемискиот потенцијал на чистата вода е нула  $\Psi_v = 0$ . За да се движи водата од едно кон друго место мора да постои разлика во хемискиот потенцијал  $\Delta\Psi$  на водата меѓу тие две места. Кога чиста вода ќе се изложи на притисок или на висока температура водениот потенцијал се зголемува, односно станува позитивен  $\Psi > 0$ . Но кога ќе се раствори некоја супстанција во вода, тогаш водениот потенцијал станува негативен  $\Psi < 0$ .

### 3.4.2 Осмоза и осмотски притисок

Осмотата е сличен физички процес како и дифузијата, а разликата е во одвојувањето на растворувачот и растворената супстанција од даден раствор со полупропустлива (семипермеабилна) мембрана. Во тој случај, низ мембраната минуваат молекули на водата. Водата оди од раствор во помала кон раствор со поголема концентрација, сè дотогаш додека не дојде до рамнотежа - хидростатичкиот притисок кој ги држи во рамнотежа дифузиските сили. Силата на дифузијата, која го држи во рамнотежа хидростатичкиот притисок, се вика **осмотски притисок (OP)**, кој се јавува кај мембраната. Осмотата како процес е хемиски реверзибилен, т.е. молекулите на водата одат во две насоки. Тука се јавуваат процеси на динамичка рамнотежа.



Слика 3.4 Шематско претставување на: а) дифузија; б) осмоза

На големината на осмотскиот притисок влијаат: концентрацијата на растворената супстанција и температура. Тоа е во согласност со законот на Jacobus Henricus van't Hoff (1852–1911), кој во 1901 година станал прв добитник на Нобеловата награда за хемија, а ВанХоф-овиот закон покажува дека осмотски притисок на разредени раствори е пропорционален на моларната концентрација на растворената супстанција и апсолутната температура ( $\Psi_\pi = -R \cdot T \cdot C \cdot i$ ) и има негативен предзнак.

Осмотскиот притисок го зголемува водениот потенцијал на растворот и водата се стекнува со позитивен потенцијал, кој е познат како потенцијал на притисокот ( $\Psi_p$ ). Водениот потенцијал на клетката ( $\Psi_v$ ) претставува збир од осмотскиот потенцијал ( $\Psi_\pi$ ) и потенцијалот на притисокот ( $\Psi_p$ ) и се претставува со равенката:  $\Psi_v = \Psi_\pi + \Psi_p$ .

### 3.4.3 Потенцијал на матриксот

Овој потенцијал, исто така, го објаснува примањето и движењето на водата во растенијата. Потенцијалот на матриксот ( $\Psi_M$ ) се базира врз бабрење на клетките и капиларни сили, а бабрењето се базира врз комплексот органски материи во клетката кои што имаат колоидна структура со голема површина и голема моќ на примање вода. Тие впираат вода, како резултат на колоидната дисперзија. На колоидната дисперзија се подложни белковините и полисахаридите. Во матрикс потенцијалот голема улога имаат целулозата и пектинот. Тие се хидрофилни макромолекули и не само што впираат туку и задржуваат вода со голема сила од 106 Ра. Матрикс потенцијалот е поголем од осмотскиот притисок. Така, на пример, клетките на суво семе содржат многу мало количество вода, тие немаат вакуола и водата ја примаат по пат на **имбибиција**. Силата со која молекулите на вода се привлекуваат се вика **имбибициски притисок (IP)**. Според тоа, равенката за водениот потенцијал на растителната клетка може да се прошири и претстави како:  $\Psi_V = \Psi_\pi + \Psi_P + \Psi_M$ , каде што  $\Psi_M$  има негативен предзнак како и  $\Psi_V$  и  $\Psi_\pi$ . Освен во клетките, потенцијал на матриксот има и во почвата, под услов во неа да има органски материи (белковини, полисахариди и други колоидни супстанции).

### 3.4.4 Активно примање на водата

За активното примање на водата главна улога имаат метаболичките процеси во растението. Еден од тие процеси е **дишењето**. За овој фактор постојат спротивни мислења. Причината е во тоа што има инхибитори на дишењето. На пример, ниската температура негативно влијае врз активниот транспорт на водата. Во текот на овој процес ниските температури ги кочат хидролитичките процеси, се влошува структурата на клеточната мембрана и со тоа водата не доаѓа до паренхимските клетки.

### 3.4.5 Пасивно примање на водата

Централна улога во процесот на пасивно примање на водата има паренхимското ткиво. Во ова ткиво има големи вакуоли и во нив постои голем осмотски потенцијал. Посебно голем осмотски потенцијал има во лисјата, затоа што во нив има доста колоидни органски материи. Во пасивното примање голема улога има протоплазмата и матрикс потенцијалите што придонесуваат за навлегување на водата и за нејзиното движење. Секогаш се јавуваат две сили на пасивно примање што се резултат на разликата на осмотските потенцијали. Втората сила е механичкиот притисок на матрикс потенцијалот, кој заедно со водениот потенцијал придонесува за пасивно примање. Процесот на хидратација создава електростатички сили во клетката кои имаат, исто така голема, моќ да ги привлекуваат молекулите на водата. Познато е дека водата е диполна молекула. Бабрењето на семето е резултат на хидратација што се јавува во семето, а водата навлегува во семето со едноставно пасивно примање.

### 3.4.6 Тургор

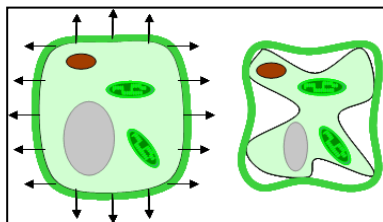
Клеточниот сид во растителната клетка е ограничено растеглив. Од друга страна, движењето на водата, заради градиентот на хемискиот потенцијал, предизвикува промени во волуменот на клетката. Тоа резултира со појава на

хидростатички притисок познат под името **тургор**. Тургорскиот притисок станува сè поголем со навлегувањето на водата во клетката и дејствува понатаму врз понатамошното примање на водата низ плазмолемата на растителната клетка. Според тоа, *тургорот може да се означи како притисок што го врши живата содржина врз клеточниот сид и противставувањето на клеточниот сид на тој притисок*. Тургорот не треба да се поистоветува со осмотскиот притисок. Осмотскиот притисок постигнува највисоки вредности тогаш кога тургорот е најнизок. Тургорот скоро секогаш е понизок од осмотскиот притисок на клеточниот сок, поради тоа што течноста со која се заобиколены клетките обично претставува разреден раствор на разни материи, а не чиста вода. Тургорот е најмал во моментот на овенување на растението, а со впивање на вода повторно расте. Најголема вредност достигнува кога ќе престане понатамошното навлегување на водата во клетката. Во тој момент тургорот е еднаков на осмотскиот притисок на клеточниот сок во вакуолата.

Силата на впивање на клетката (**S**) претставува разлика помеѓу осмотскиот притисок (**OP**) и тургорот (**T**):  $S = OP - T$ . Кога тургорот ќе се изедначи со осмотскиот притисок, тогаш вредноста на силата на впивањето е еднаква на 0. Ако во формулата се внесе и притисокот од околните клетки, тогаш оваа формула може да се претстави како:  $S = OP - (T + P)$ . Во младите клетки, тургорот се јавува како движечка сила која што ги растегнува клеточните сидови и овозможува растење на клетките и органите. Вкупниот тургор на сите клетки во ткивата му дава цврстина на целото растение, овозможувајќи нормална физиолошка состојба.

### 3.4.7 Плазмолиза

Ако концентрацијата на материите во течноста на околната средина е поголема отколку клеточниот сок, тогаш водата од клеточниот сок и цитоплазмата дифундира кон плазмолемата и клеточниот сид, односно молекулите на водата се движат кон средина со повисока концентрација. Клетките, испуштајќи ја водата, постепено ја губат способноста да имаат некаков притисок, т.е. протопластот престанува да притиска врз клеточниот сид поради опаѓање на тургорот. Притоа, обемот на цитоплазмата и вакуолата значително се намалува, на места одделувајќи се од клеточниот сид. Доколку излегувањето на водата продолжи, може да дојде до дефинитивно одлепување на цитоплазмата од клеточниот сид и нејзино насобирање во средишниот дел на клетката. Оваа појава на губење вода се вика **плазмолиза**. Процесот на намалување на цитоплазмата и вакуолата (плазмолиза) ќе престане тогаш кога ќе се изедначат концентрациите на клетката

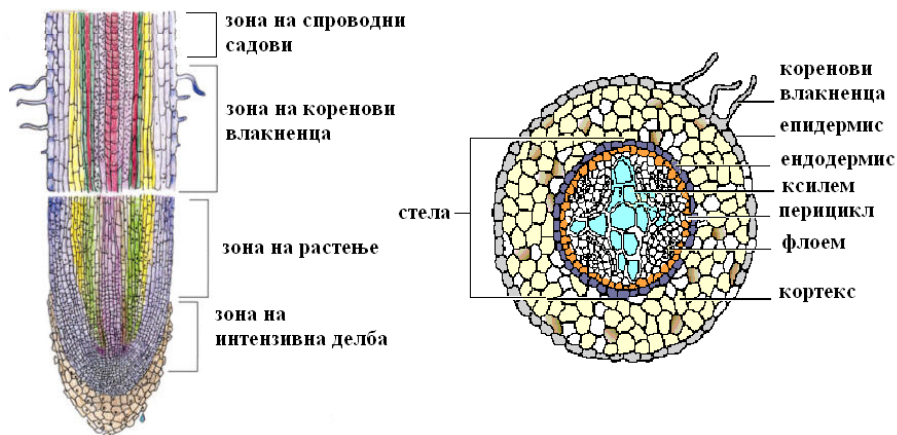


Слика 3.5 Тургор и плазмолиза

со околната средина. Оттука произлегува дека плазмолизата ќе биде послаба или минимална ако не постои поголема разлика во концентрациите во клетката и онаа во околната средина. Враќањето на клетката во првобитната положба е наречено **деплазмолиза**, и ќе настапи тогаш кога во плазмолизираната клетка ќе се зголеми концентрацијата на растворливите материи.

### 3.4.8 Примање на водата преку коренот

Основната улога на коренот е да го прицврстува растението за подлогата и да ја прима водата и во неа растворените минерални материи. За да може растението да ги задоволи потребите од вода, мора да има добро развиен коренски систем кој зафаќа голема површина од земјата. Растенијата кои имаат недоволно развиен коренски систем можат да примаат големо количество вода само со помош на симбиотските микроорганизми. На надолжен пресек на корен се забележуваат неколку зони, од кои најбитни се: зона на интензивна делба; зона на растење; зона на коренови влакненца, и зона на спроводни садови. Зоната на коренски влакненца влијае најинтензивно во примањето на вода, затоа што има голема површина во допир со земјата, а другите зони имаат послаба активност (Слика 3.6).



Слика 3.6 Надолжен и попречен пресек на корен

Со растење на коренот се создаваат нови зони, нови коренови влакненца и се вклучуваат во примањето вода од подлабоки слоеви на почвата. Коренот ја прима водата од почвата по осмотски пат. Тоа значи дека водениот потенцијал на почвата мора да е поголем од водениот потенцијал на клетките во коренот, особено на клетките во коренските влакненца. Водениот потенцијал во ксилемот е негативен, тогаш водата од почвата навлегува во коренот и се движи до ендодермот. Најчесто се смета дека водата поминува низ кортексот на коренот, главно, со движење низ слободните простори, т.е. низ клеточните сидови и меѓуклеточните простори. Движењето низ слободните простори се задржува на ендодермисот (заради непропустливоста во зоната на т.н. **Каспариев појас или Каспариеви ленти**), заради што водата влегува во протопластот на Каспариевиот појас. Понатаму, растворот се движи низ протопластот и граничните мембрани на ендодермските клетки.

Примањето вода во коренот може да биде активно и пасивно. Примањето вода со клетките на ризодермисот најпрво се мислело дека е обичен процес на рамнотежа, т.е. дека примањето на водата од страна на растенијата е исклучиво пасивен процес, поврзан со процесот на транспирација на надземниот дел. Меѓутоа, покажано е дека во случај на инфилтрација на гликоза во коренот, истата доведува до зголемување на дишењето, а ова резултира со зголемено



примање вода, односно процесот е активен. Паралелно со директната евапорација на водата од земјиштето доаѓа и до нејзино губење, односно примање од страна на растенијата. Ова движење на водата од повисок кон понизок потенцијал може да се претстави со **Омовиот закон**:

$$q = \frac{dV}{A \cdot dt} = - \frac{\Delta\Psi}{r}$$

каде  $q$  е воден флуks (волумен на вода  $V$ , по единица површина  $A$ , за одредено време  $t$ ),  $\Delta\Psi$  е разлика на водениот потенцијал,  $r$  е отпор кој се јавува при движење на водата. За подобро разбирање на факторот кој влијае врз примањето на водата од почвата кон ксилемот на коренот, водениот флуks може да се искаже со релација:

$$q = \frac{\Psi_t - \Psi_R}{r_t - r_R}$$

Водениот флуks ( $q$ ) е еднаков на разликата на водените потенцијали на земјата ( $\Psi_t$ ) и ксилемот на коренот ( $\Psi_R$ ) поделена со отпорот што се јавува при движење на водата низ земјиштето ( $r_t$ ) и кортексот на коренот ( $r_R$ ).

### 3.4.9 Примање на водата преку листот

Иако коренот е специфичен орган за примање на водата, таква особина може да покажуваат и другите органи. Растенијата ја примаат водата преку листовите при висока релативна влажност на воздухот и при фолијарно третирање на лисјата со разни водени раствори, при врнежи и роса. Во примањето важна улога имаат порите на листот. Порано се сметало дека само стомите примаат вода, но подоцна е утврдено дека порите имаат еднакво или поголемо значење. Освен порите, и некои влакненца примаат вода. Порите се наоѓаат на епидермисот или кутикулата. Содржината на примената вода зависи од пропустливоста на кутикулата, од водениот потенцијал во клетките, како и од водениот дефицит. При поголем воден дефицит во листот ќе има поголемо примање. Значаен фактор во примањето на водата преку листот е и староста на листовите. Имено, помладите листови имаат поголема способност за примање на водата. Влијание има и физиолошкиот фактор, а тоа е рН на клетката, како и природата на јоните во растворот. Притоа и условите во почвата можат да влијаат врз примањето на водата преку листот. Колку е посуво земјиштето, толку има поголема можност за примање.

### 3.4.10 Фактори што влијаат врз примањето на водата

Интензитетот на примањето на водата зависи од многу фактори, главно поделени како:

- **Внатрешни или физиолошки фактори** - морфолошки особини на коренот, пропустливост (пермеабилност) и развој на кореновиот систем и транспирација;
- **Надворешни или еколошки фактори** - температура на земјиштето, содржина на вода во почвата, како и состав на почвениот раствор.
- **Интензитетот на примањето на вода** претставува количина на примена вода ( $\text{ml}$  или  $\text{cm}^3$ ) на единица површина лист ( $\text{cm}^2$  или  $\text{dm}^2$ ), или количина на примена вода на свежа или сува маса ( $\text{g}$ ) за единица време ( $\text{h}$ ) и се изразува како:  $\text{ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , или  $\text{ml} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .



Табела 3.2 Брзина на примање на водата кај различни типови на корени

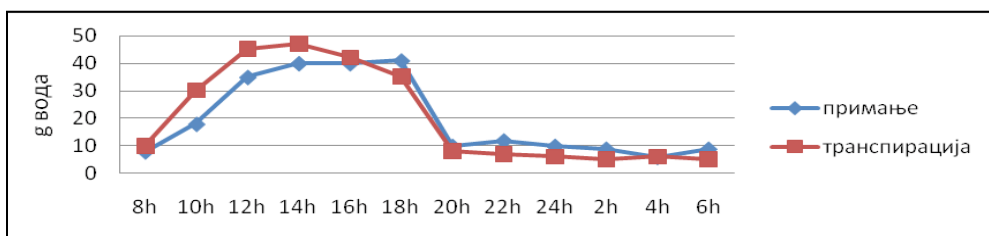
Материјал	Брзина во $\text{mm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$
Пченка, млад корен во вода	20.0
Пченка, коренско влакно во вода	28.3
Лук, млад корен во вода	50.4
Ротква, коренско влакно во вода	33.3
Дрво кафе, коренски систем во почва	0.25

**Физиолошките и морфолошките својства на коренот**, како што се пермеабилноста, развиеноста и физиолошки процеси во него, т.е. метаболитичка активност (дишење) се едни од поважните фактори што влијаат врз примањето на водата. Стареењето на коренот го намалува апсорпцискиот капацитет а со тоа и примањето на водата. Пермеабилноста на коренот се движи во широки граници и е различна за различни култури (Табела 3.2).

**Високата концентрација на  $\text{CO}_2$  и ниската температура** ја намалуваат пермеабилноста на протоплазмата за вода. При поинтензивно дишење се создава повеќе енергија, а со тоа се прима и повеќе вода.

**Големината на коренскиот систем** е многу важен фактор за интензитетот на примањето на водата и е различен кај различни култури. Така, на пример, коренот на пченка достигнува до 2,5 метри, на луцерка до 20 метри, а коренот на некои пустински растенија (*Alhagi camelorum*) дури и до 40 метри. Површината на коренот, обично, зафаќа поголема површина отколку надземните делови. Со прецизни мерења е утврдено дека површината на коренскиот систем е околу 90 пати поголема од површината на надземните органи. Меѓутоа, битно е да се истакне дека растенијата не ја примаат водата преку целиот коренски систем, туку првенствено преку младите корени и коренски влакненца. Врз развојот на коренскиот систем влијаат повеќе фактори, од кои поважни се: температурата, влагата, збиеноста, хемискиот состав, аерацијата, pH, обработката и губрењето на почвата.

**Транспирацијата** е физиолошки процес што е во позитивна корелација со примање на водата, а овие два процеса во течат скоро паралелно (Слика 3.7).



Слика 3.7 Дневен тек на интензитетот на транспирацијата и примањето на вода

Намалувањето на транспирацијата во попладневните часови е последица на недоволно снабдување со вода, т.е. последица од затворањето на стомите. Тоа доведува до зголемен интензитет на примањето во попладневните часови. Приближно, паралелните дневни текови на интензитетот на транспирацијата и

примањето на водата се наведува како доказ во пасивното примање на водата што растенијата ја транспираат.

**Концентрацијата на  $O_2$  во почвата** е исто така, влијателен фактор. Ниската концентрација на  $O_2$  негативно се одразува врз активноста на коренот поради тоа што и коренот дише. Последици од ниската концентрација на  $O_2$  е жолтењето на лисјата.

**Температурата на почвата** силно влијае врз примањето вода преку коренот. Генерално, ниската температура (околу  $0^{\circ}C$ ) е неповолна за примање вода за повеќе растенија. Исклучок се житата кои се сеат наесен и кои на  $0^{\circ}C$  можат да примаат вода. Ниските температури на земјиштето (околу  $0^{\circ}C$ ) кај голем број култури манифестираат т.н. физиолошка суша. До таква појава во природата обично доаѓа напролет кога температурата на воздухот е релативно висока, а температурата на почвата ниска. Тогаш доаѓа до дебаланс во водениот режим кај растенијата имено, и покрај тоа што во земјиштето има доволно влага (вода има во почвата), растението не може да ја прими таа вода. Покрај ниските, и високите температури можат негативно да влијаат врз примањето на водата. Оптималната температура е  $25^{\circ}C$ . Повисоките температури негативно се одразуваат врз овој процес.

**Количината на водата во почвата** е услов од кој зависи нејзиното примање. Во зависност од начинот на врзување на молекулите на водата со честичките на земјиштето се разликуваат **капиларна, гравитациска, апсорпциска и хигроскопска вода**. За растенијата се пристапни само капиларната и гравитациската вода во почвата.

**Односот меѓу водата и воздухот во почвата** битно влијае врз процесот на примањето вода. За најголемиот број растенија најповолно е ако земјата е заситена со 60-80% од **максималниот воден капацитет (МВК)**. Потребата на растенијата во однос на заситеноста на земјиштето со вода се различни. Така, на пример, пченката бара 68% од МВК, шеќерната репка 80%, пченицата 73%, грашокот 62% од МВК, а оризот бара потполна заситеност на земјиштето со вода.

**Концентрацијата и составот на почвениот раствор** е фактор што влијае врз осмотскиот потенцијал на почвениот раствор. Генерално, поголемата концентрација на соли негативно се одразува на примањето на водата. Во тој поглед најиздржливи се халофитите и ксерофитите. При висока концентрација на соли во почвата доаѓа до оштетување, т.е. до плазмолиза во епидермалните клетки на коренот. Тоа негативно се одразува врз примањето на водата и врз метаболизмот што резултира и со намалување на растот на растението. Високата концентрација на тешките метали се одразува врз оштетувањето на коренските влакненца со што се попречува нормалното снабдување на растението со вода.

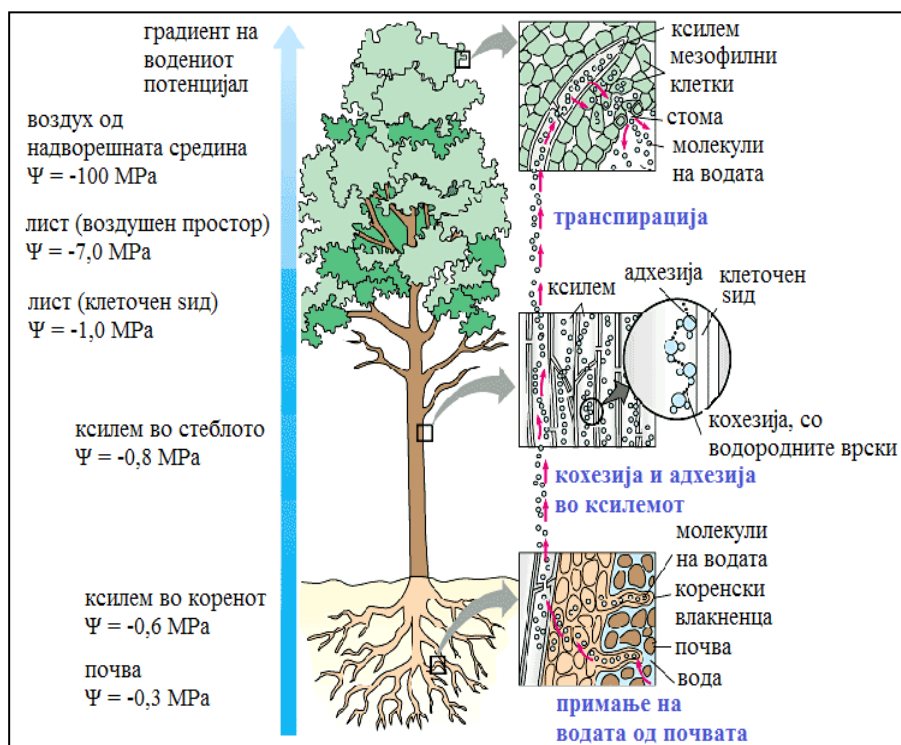
### 3.5 Транспорт на водата

Појавата на спроводните системи кај вишите растенија и транспортот на вода низ нив е во тесна врска со нивното приспособување на сувоземен начин на живот. Во вишите растенија примањето и губењето на водата се одвива на површината на коренот и листовите. Оддалеченоста од местото на примање и местото на губењето на водата зависи од висината на растението, а може да биде многу различна и да достигнува и до 100 метри. На поголема оддалеченост

од коренот, во стеблото и во листовите водата се пренесува преку спроводните садови. Овој систем на транспорт на водата се нарекува **васкуларен транспорт**. Водата низ паренхимот се пренесува на помали растојанија од клетка до клетка. Таков е случајот во површината на коренот до спроводните садови, или во листот од трахеите до епидермисот на листот. Бидејќи во овој случај водата не се движи низ спроводните садови, овој начин на транспорт се нарекува **екстраваскуларен транспорт**. Транспортот на водата низ растенијата се карактеризира со брзина и интензитет.

**Брзината на транспортот на водата** означува пат ( $m$ ) што водата го поминува за единица време ( $h$ )  $m \cdot h^{-1}$ .

**Интензитетот на транспортот на водата** е количина на вода ( $cm^3$ ) што се спроведува преку пресек на единица површина ( $cm^2$ ) за единица време ( $h$ )  $cm^3 \cdot cm^{-2} \cdot h^{-1}$ .

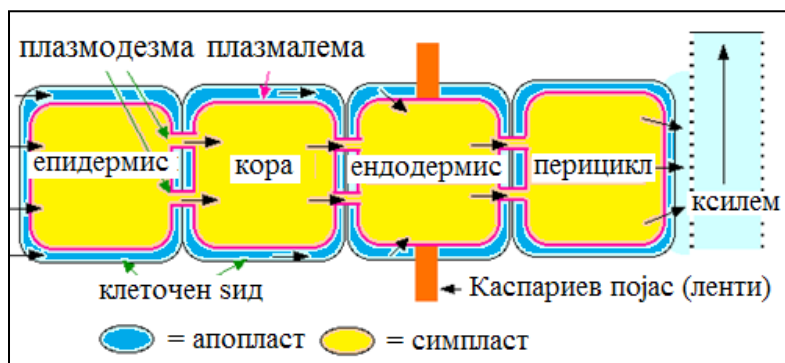


Слика 3.8 Транспорт на водата низ целото растение

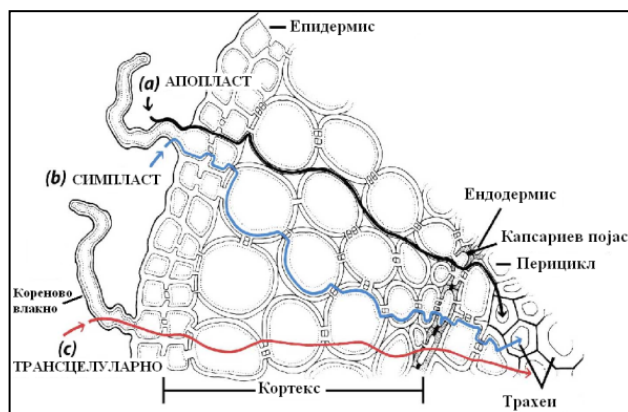
### 3.5.1 Транспорт на водата во паренхимот

Секоја растителна клетка е одвоена од надворешната средина со клеточен сид и клеточна мембрана – **плазмалема**. Кај повеќеклеточните организми, клеточните сидови од сите клетки се поврзуваат (продолжуваат еден по друг) и сочинуваат една непрекината целина што се нарекува **апопласт**. Сите соединенија од надворешната средина мораат прво да навлезат во апопластот, а потоа преку него да се пренесат во внатрешноста на клетката. Апопластот е пропустлив за водата и за растворените соединенија, така што преку него секоја

клетка е во непосреден контакт со надворешната средина. Растителните клетки, од апопластот и од надворешната средина, се одвоени со мембрани, кои вршат селективна функција при транспортот на материите. Плазмалемите на сите клетки навлегуваат во надворешната средина на клеточните сидови, а на самите сидови се наоѓаат многубројни пори низ кои се издолжуваат **плазмодезмите**. Плазмодезмите се продолженија на цитоплазмата и, исто така, се обвиеени со плазмалема и претставуваат канали што ги поврзуваат соседните клетки. На тој начин, протопластите кај голем број клетки од едно ткиво прават една целина, што се вика **симпласт**. Движењето на многу материи, особено на мали растојанија, може да се врши преку симпластот. Во ткивата каде нема спроводни садови, водата се транспортира во апопластот, низ слободниот простор помеѓу клеточните сидови и нивните пори, и од клетка до клетка низ плазмата во симпластот.



Слика 3.9 Шематски приказ на транспорт на водата низ коренот



Слика 3.10 Транспорт на водата низ коренот:

а) низ апопластот; б) низ симпластот и с) трансцелуларно.

Се смета дека отпорот на плазмата спрема транспортот на водата е до педесет пати поголем од оној на клеточниот сид, па поради тоа водата се пренесува во клеточниот сид, а помалку преку плазмата. Оваа констатација подеднакво се

однесува за ткива што немаат спроводни садови во коренот и во надземните делови. Затоа паренхимот на коренот и листовите при транспорт и секреција на водата, во принцип, се однесуваат слично.

**Транспортот на водата низ симпластот** се одвива низ цитопазмата преку клеточните мембрани. Овде најголема пречка претставува мембраната, бидејќи секоја молекула на вода треба најмалку два пати да помине низ плазмолемата, еднаш при влезот во клетката и еднаш при излезот од клетката, и да помине низ цитоплазмата. Кога клетката умира, пропустливоста за водата и за растворливите органски и неоргански материи значително се зголемува. Со тоа може да се објасни дека преносот на водата низ мртвите клетки на коренот е околу 20 пати поинтензивен од живите клетки. При транспортот на водата низ симпластот, молекулите што доспеваат до цитоплазмата се движат со дифузија, или по пат на струењето на цитоплазмата, заобиколувајќи ја вакуолата и другите органели обвиени со мембрана.

**Транспортот на водата низ апопластот** е специфичен заради присуството на ендодермисот. Ендодермисот е крајниот внатрешен слој на кората на коренот и го обвива централниот цилиндер. Се состои од густо збиени клетки што се наоѓаат во различен стадиум на диференцијација. На сидовите на примарните клетки на ендодермисот се насобираат хидрофобни материи, што го прават ендодермисот непропустлив за вода и во него растворените материи. Овој непропустлив слој се вика **Каспариев појас (Каспариеви ленти)**. Водата во апопластот се движи низ слободните простори само до ендодремисот. За да стигнат молекулите на водата до ксилемот мораат да влезат во плазмата и својот пат да го продолжат низ симпластот. Каспариевиот појас во голема мерка го отежнува транспортот на вода низ коренот, за што на прв поглед се чини дека е штетен. Но, не само што не е штетен, туку е и неопходен, бидејќи го оневозможува пасивното влегување на материите во растението.

**Трансцелуларниот транспорт** се одвива преку симпластот, кога молекулите на вода директно транзитираат од клетка до клетка преку плазмодезмите, без да поминат преку плазмалемата.

Екстраваскуларниот транспорт на водата се нарекува уште и **транспорт на мало растојание**, а со него водата се пренесува при влегувањето и излегувањето од растението. Овие две крајни точки во транспортот на водата се поврзани со спроводните садови, во кои водата се пренесува на поголеми растојанија, т.е. од коренот до надземните делови на растението.

### 3.5.2 Транспорт на водата во ксилемот

На поголеми растојанија, нагоре водата се транспортира васкуларно во спроводното ткиво – ксилем. Ксилемот е комплексно ткиво. Основни носачи на функцијата на транспорт во ксилемот се *трахеите* и *трахеидите*.

**Трахеите** претставуваат непрекинати цевки со должина од околу 10 cm, а кај некои растенија можат да бидат и многу подолги (како кај лијаните), каде достигнуваат должина од 3-5 m. Нивниот пречник во просек изнесува околу 0,2 mm, а кај лијаните дури и до 1 mm. Благодарение на градбата на трахеите, тие се погодни за транспорт на водата на поголеми растојанија.

**Трахеидите**, според градбата, се разликуваат од трахеите. Тие се подеднакво издолжени клетки со локално здебелени сидови, во кои често се наоѓаат голем

број отвори (јамички). Транспортот меѓу трахеидите се одвива исклучиво низ отворите, па затоа овој транспорт е доста бавен. Нивната должина се движи од 1 - 4 mm. Градбата на ксилемот во сите растенија не е иста. Во најголем број случаи скриеносемениците содржат во својот ксилем трахеи и трахеиди, а голосемениците само трахеиди, но има и исклучоци. Во растенијата чиј што ксилем содржи само трахеиди, транспортот на водата се одвива многу бавно. Така, на пример, четинарите што имаат само трахеиди, ја спроведуваат водата со брзина од  $5 \text{ ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , а кај листопадно дрво, чиј ксилем се состои од трахеи и трахеиди, со брзина од  $20 \text{ ml} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . За да може водата да се движи нагоре, потребна е сила што ќе го совлада дејството на силата на гравитацијата и отпорот на спроводните садови. Се смета дека тоа е силата на впивање, силата на смукање на надземните органи (негативен притисок), што настанува со транспирацијата и кореновиот притисок.

### 3.5.3 Транспорт на водата во флоемот

Голем број опити докажуваат дека водата се транспортира и во флоемот. Врз основа на добиените резултати, и покрај многуте неразјаснети ситуации, се смета дека одредена количина вода повремено се транспортира и во флоемот, и тоа со брзина која зависи од градиентот на водениот потенцијал и од големината на отпорот. Механизмот на транспорт на водата во флоемот во целост сè уште не е разјаснет. Транспортот на водата е значаен само во деловите од плодовите. Таа се движи во нив низ меѓуклеточните простори според законитостите на дифузија и осмоза. Во флоемот нема трахеи и трахеиди, така што водата не оди по вертикален правец, туку дифузно и на тој начин плодовите се снабдуваат со вода.

## 3.6 Ослободување на водата

Растенијата можат водата да ја ослободуваат (губат) во вид на водена пареа или во облик на течност. Во вид на водена пареа водата се губи со транспирација, а во вид на течност преку гутација и солзење.

### 3.6.1 Транспирација

*Под транспирација се подразбира ослободување на водата во вид на водена пареа од површината на живите надземни делови на растението во атмосферата.* Тоа е физиолошки процес што ги регулира животните процеси и на кој подеднакво влијаат законите на физиката и физиологијата. Транспирацијата има исклучителна важност за сувоземните растенија. Таа го овозможува асцендентниот транспорт на минералните и органските материи со што влијае на исхраната, го обезбедува ладењето на растението, индиректно влијае на фотосинтезата и на другите физиолошки процеси. Движечката сила на транспирацијата е нискиот воден потенцијал на водената пареа во незаситениот воздух. Коренот на растението се наоѓа во земјиштето што има висок воден потенцијал, а надземниот дел е опкружен со воздух, чиј што воден потенцијал е низок. Растенијата го користат овој градиент на водениот потенцијал и со негова помош, без потрошувачка на сопствена енергија, создаваат транспирационен тек, со кој водата од земјиштето се транспортира низ растението, а потоа се губи во атмосферата. Транспирацијата на растенијата се карактеризира со неколку параметри, како што се:



- **Интензитет на транспирацијата** претставува маса на транспирирана вода на единица лисна површина за единица време ( $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ).
- **Релативниот интензитет на транспирацијата** го означува односот помеѓу транспирацијата на листот и испарувањето на водата (евапорација) од исти слободни површини.
- **Продуктивноста на транспирацијата** претставува количина на сува материја која се создава при трошење на 1 kg вода.
- **Коефициент на транспирација** претставува количина на транспирирана вода за да се создаде еден g сува материја.
- **Коефициент на водениот биланс** претставува однос помеѓу транспирираната и примената количина вода.

Постојат неколку типови на транспирација, од кои најбитни се: **кутикуларна** или **епидермална, стоматарна и лентицеларна**.

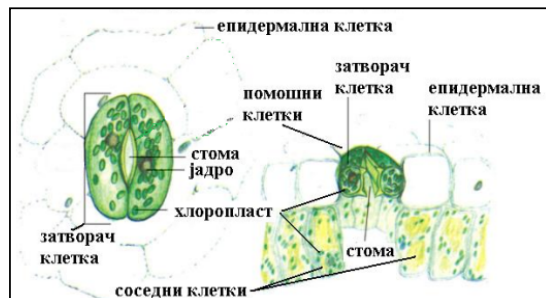
### 3.6.2 Кутикуларна транспирација

Кутикуларната транспирација се одвива преку кутикулата. Кутикулата е мртва, неклеточна липоидна мембрана што ја покрива површината на растението. Таа го штити растението од неконтролирано губење на водата. Структурата и хемискиот состав на кутикулата ја одредуваат нејзината пропустливост. Структурниот скелет, т.е. матриксот на кутикулата, е составен од кутин. Во матриксот е вграден кутикуларен восок, а на површината на кутикулата се наоѓа епikuтикуларен восок. Кутикулата е врзана за целулозниот сид на епидермалните клетки со помош на пектински супстанции. Растенијата во многу помала мерка можат да ја контролираат кутикуларната транспирација од стомината. Таа може да се одвива и тогаш кога стомите се затворени и кога не постои стомина транспирација. Од наведените причини, во услови на недостаток на вода, кутикуларната транспирација има големо значење за преживување на растенијата. Интензитетот на губење на водата со кутикуларна транспирација е правилно да се мери во услови само кога стомите се потполно отворени. Тогаш на кутикуларната транспирација отпаѓа околу 5-10% од вкупната транспирација. Во младите листови, што се покриени со тенка кутикула, како и кај скиофилните растенија, на кутикуларната транспирација ѝ припаѓа поголем дел од вкупната транспирација, во некои случаи дури и половина од вкупната транспирација.

Структурата, составот и дебелината на кутикулата на листовите кај исто растение, како и на различни делови од листот, се различни и затоа нејзината пропустливост не е еднаква. Пропустливоста на кутикулата се намалува со стареење на листовите. Во старите листови кутикуларната транспирација може да се зголеми како последица на оштетување на кутикулата или на нејзина хемиска трансформација.

### 3.6.3 Стоматарна транспирација

На растителните делови, што се покриени со епидермис се наоѓаат мали отвори, пори што се нарекуваат стоми. Стомите (stoma = уста, грчки) не се само обични отвори на епидермисот. Стомата има сложена градба и затоа, често, се нарекува стомин апарат. Стомината транспирација е далеку позначајна од сите други видови транспирации. Стоминиот апарат се состои од **клетки затворачки** (стомини клетки), **помошни или придружни клетки** (соседни, околустомини клетки), **стомини комори и стомин отвор** (остеолум) (Слика 3.11).



Слика 3.11 Стомин апарат

Основна функција на стоминиот апарат е размена на гасови и регулација на транспирацијата. Стомите ги има најмногу на листовите, но можат да се најдат и на стеблото, цветовите и на плодовите. Распоредот на стомите, како и нивниот број на единица површина, зависат од растителниот вид и од еколошките фактори. На  $1 \text{ mm}^2$  лисна површина нивниот број, во просек, се движи од 100 до 300, а може да биде и многу поголем, или помал од 10 до 10.00. Вкупната површина на стомите е од 1-3% од вкупната површина на листот.

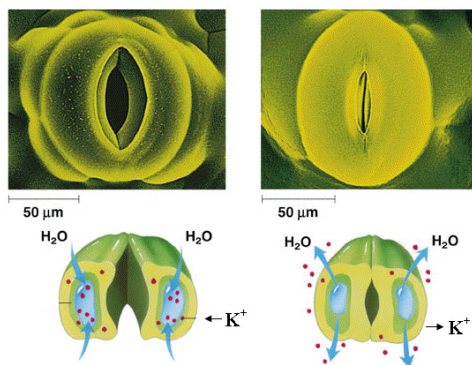
Количината вода која што листовите ја ослободуваат за единица време изнесува околу една третина од количината вода што испарува при иста температура за иста слободна водена површина. Оттука произлегува дека водата дифундира околу 30 пати побргу од стомите отколку од слободната водена површина. Според тоа, е утврдено дека интензитетот на дифузија од мали кружни површини не е пропорционален со површината, туку со пречникот или обликот, т.е. со линеарните димензии. Оваа појава се нарекува **рабен ефект** (ефект на раб). Затоа молекулите на водата што се наоѓаат поблиску до работ, тие побрзо ќе дифундираат во споредба со оние кои се наоѓаат во средината на пората. Причината за тоа е што воздухот, што се наоѓа над средината на пората, е повеќе заситен со водена пареа отколку воздухот што се наоѓа над делот на работ на пората. Колку е помала површината за испарување толку е поголем рабниот ефект. Рабниот ефект во природата доаѓа до израз во сите услови. Така, ако дува ветер, или ако воздухот е сув, над средниот дел на пората воздухот не е заситен со водена пареа и молекулите на вода испаруваат со ист интензитет низ целата површина. Од наведеното следи дека стомите многу ефикасно ја регулираат транспирацијата токму во услови кога за тоа има најголема потреба, кога дува ветар и кога воздухот е сув. Во овие случаи, кога рабниот ефект не доаѓа до израз, губењето на водата е пропорционално со големината на стоминиот отвор.

За ослободувањето на водата преку стомите од исклучително значење е механизмот што го регулира движењето на стомите, за што на процесот на отворањето и затворањето на стомите во последно време му се предава големо значење.

### 3.6.4 Механизам на отворање и затворање на стомите

Постојат голем број хипотези со кои се објаснува процесот на отворање и затворање на стомите. За движење на стомите од големо значење се осмотскиот притисок и водениот потенцијал.

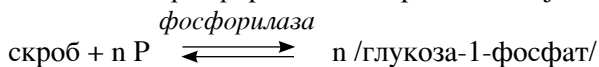




Слика 3.12 Стомин апарат во отворена и затворена состојба

За да навлезе вода во клетките затвораачи и да предизвика отворање на стомата, е потребно водениот потенцијал во клетката да е негативен, т.е. да биде понизок од средината. Клетките затвораачи се разликуваат од останатите клетки во епидермисот по тоа што содржат хлоропласти. Благодарение на фотосинтетската активност на клетките затвораачи се создава шеќер што го зголемува осмотскиот потенцијал, т.е. тургорот, а со тоа овозможува навлегување на вода во клетките затвораачи и отворање на стомата на светлост (Слика 3.12). Но, утврдено е дека само фотосинтетската активност на клетките затвораачи не е доволна за значителна промена на осмотскиот потенцијал и за отворање на стомите.

Постои мислење дека тургорот во клетките затвораачи, првенствено, зависи од трансформацијата на скробот во шеќер и обратно. Утврдено е дека, ако стомите се отворени, скробните зрна почнуваат да исчезнуваат од клетките затвораачи, и дека кога се затвораат скробните зрна повторно се создаваат. Притоа, е утврдено дека механизмот на отворање и затворање на стомите зависи од рН вредноста во клетките затвораачи. Кога стомите се отворени, рН вредноста во клетките затвораачи е 6-7, а ако се затворени 4-5. Докажано е дека во клетките затвораачи се наоѓа ензимот фосфорилаза на скробот, што ја катализира реакцијата:



Овој ензим во рН средина од 6 до 7 го трансформира скробот во шеќер, а при рН 4-5 го поттикнува образувањето на скробот. Во поново време, отворањето и затворањето на клетките затвораачи се доведува во врска со насобирањето на јони. Воочено е дека во текот на денот, кога стомите се отворени, во клетките затвораачи доаѓа до натрупување на  $\text{K}^+$  и  $\text{Na}^+$  (Слика 3.12). Калиумот во клетките затвораачи се транспортира при одвивањето механизмот при потрошувачката на АТР. Јоните во текот на отворањето на стомите се транспортираат од околните клетки во клетките затвораачи преку плазмодезмата. Во механизмот на отворање и затворање на стомите покрај метаболичките процеси, значајна улога има и градбата на стомините клетки. Страната на клетките затвораачи, што е свртена кон стоминиот отвор, е задебелена, а спротивната страна е тенка. Кога тургорот во клетките затвораачи расте, односно кога присуството на водата во нив се зголемува, под дејство на водениот притисок доаѓа до истегнување на потенкиот,

(грбниот) дел на клеточниот сид. Тоа го повлекува подебелиот стомачен дел на клеточниот сид и стомата се отвора. Овој тип на стоми е распространет во повеќе монокотилни и дикотилни растенија. Покрај сите горенаведени фактори на механизмот на отворање и затворање на стомите, влијаат и многу еколошки фактори (Слика 3.13).



Слика 3.13 Зависност на реакцијата на стомите од некои еколошки фактори

### 3.6.5 Транспирација преку стеблото и другите нефолијарни органи

Листот, според своето потекло и еволуција, е дел од растението што се диференцирал за изведување на фотосинтезата и транспирацијата. Истите процеси можат да се одвиваат и во другите органи, како што се стеблото, пупките, плодовите, лисните дршки и други, но не со така голем интензитет. Затоа, механизмот на транспирација преку листот е далеку повеќе проучуван од другите надземни органи.

**Лентицеларната транспирација** опфаќа најмал процент од вкупната транспирација и таа се јавува во текот на зимскиот период, кога листопадните растенија можат да ја ослободат водата преку лентицелите. Делот на водата транспириран преку стеблото, лисните дршки и другите нефолијарни органи, во вкупната транспирација зависи од делот на нивната површина во вкупната површина на сите надземни органи. Благодарение на тоа, транспирацијата преку стеблото на овесот во вкупната транспирација одговара на неговиот дел во вкупната површина на надземните органи, што изнесува околу една третина. Кај листопадните растенија транспирацијата преку нефолијарните органи во текот на зимата одговара на вкупната транспирација.

### 3.6.6 Фактори што влијаат врз транспирацијата

Врз транспирацијата влијаат бројни **внатрешни** и **надворешни фактори**. Познавањето на дејството на одделни фактори што влијаат врз интензитетот на транспирацијата е многу битно, бидејќи со нив човекот може да влијае врз водениот режим на растенијата.

Во **внатрешни фактори** спаѓаат: особините на листот, неговата градба, површината и положбата и особините на стоминиот апарат.

Интензитетот на транспирацијата зависи од староста на растението и листот. Но, во тој поглед, не може да се утврди некое строго правило. Во некои растенија поинтензивно транспирираат млади листови, а кај други постари. Тоа зависи и од градбата и структурата на кутикулата, од бројот и градбата на стомите, од распоредот на меѓуклеточниот простор и спроводните садови и од други фактори. И покрај тоа што транспирацијата се зголемува со зголемување на лисната површина, сепак, губитокот на вода по пат на транспирација не е

сразмерен на површината на испарување. Како пример може да се наведе податокот дека со зголемување на површината на листот на компирот за 10 пати, транспирацијата се зголемува само за 2,5 пати.

Транспирацијата значително зависи и од градбата на листот. Мезофитите транспирааат поинтензивно од ксерофитите. Градбата на листот зависи и од неговата осветленост. Забележливо е дека листовите што транспирааат поинтензивно имаат поразвиени спроводни садови. Водата најинтензивно се ослободува од растенијата преку стомите, поради тоа нивниот број, топографска положба, големина и распоред се некои од поважните фактори што влијаат врз транспирацијата. Бројот на стоми на единица површина е различен и специфичен за одделни видови, па дури и сорти и хибриди (Табела 3.3). Врз бројот, големината и обликот на стомите влијаат влажноста на средината во која се развиваат, минералната исхрана, температурата, светлоста и други фактори.

**Табела 3.3** Број, големина и распоред на стомите на потполно развиен лист кај некои земјоделски култури

Култура	Просечен број на стоми (mm <sup>2</sup> )		Просечна големина на отворена стома (должина x ширина) $\mu\text{m}$	Просечно растојание на стомите на долниот епидермис $\mu\text{m}$
	Горен епидермис	Долен епидермис		
Пченица	33	14	18 x 7	302
Овес	25	23	38 x 8	236
Пченка	52	68	19 x 5	137
Сончоглед	85	156	38 x 7	91
Грав	40	281	7 x 3	68
Домат	12	130	13 x 6	99

Во **надворешните фактори** спаѓаат: траењето, интензитетот и квалитетот на светлината, концентрацијата на CO<sub>2</sub> во атмосферата, осмотскиот притисок на надворешните раствори, температурата, струењето и влажноста на воздухот, минералната исхрана и атмосферскиот притисок.

Од сите еколошки фактори, најголемо влијание врз транспирацијата има светлината. Причина за тоа е големата осетливост на клетките затвораачи на светлина и фактот дека светлината обезбедува енергија за евапорација. Дневниот ритам на отворање и затворање на стомите е различен кај одделни растителни видови. Кај најголем број растенија стомите се отвораат во раните утрински часови. Најголем им е отворот во текот на претпладневните часови. Напладне почнуваат да се затвораат, а навечер се веќе сосема затворени. За време на суша, или при високи температури, стомите можат да останат затворени и преку целиот ден.

Осмотскиот притисок на надворешниот раствор битно влијае врз транспирацијата. Со неговото зголемување се намалува примањето на водата, а со тоа и интензитетот на транспирацијата.

Густина на плодоредот е фактор што го намалува интензитетот на транспирацијата. Во погустите склопови релативната влажност на воздухот е поголема, сушењето на воздухот е побавно, а посебно подолните листови

остануваат помалку осветлени. Како резултат на заедничкото дејство на сите споменати фактори, ослободувањето на водата во погуст плодоред е значително помало отколку во поредок плодоред.

Температурата, пред сè, влијае на брзината на отворањето на стомите. Колку што е температурата поблиску до оптималната, толку побрзо стомите се отвораат. Во услови на ниска температура стомите бавно се отвораат, непотполно се отворени, а често остануваат и затворени. Сувиот и топол ветар го зголемува оддавањето на водената пареа, а при ветар со голема брзина доаѓа до затворање на стомите.

Влажноста на воздухот влијае врз транспирацијата. Ако растението е опкружено со сув воздух, тогаш интензитетот на транспирацијата се зголемува, за разлика од влажниот воздух што го намалува оддавањето на водена пареа од растението.

Оптималната влажност на земјиштето кај поголем број растенија се движи од 60-80% од МВК. Во случај земјата да не содржи доволно вода, или температурата на земјиштето е ниска, тогаш се вложува примањето на водата во растенијата. Како последица на тоа, се јавува дефицит во водениот режим кај растенијата, бидејќи количината на примената вода е помала од транспирираната вода. Во такви услови, транспирацијата се намалува, а ако недостатокот на вода е многу голем, доаѓа и до затворање на стомите.

Минералната исхрана, исто така, влијае врз транспирацијата. Во услови на хармонична минерална исхрана, се намалува транспирациониот коефициент. Ова може да биде значајно за земјоделската практика бидејќи се укажува дека со правилна минерална исхрана, со примена на соодветно ѓубриво, може да се зголеми ефикасноста во искористување на водата во растенијата.

Намалувањето на атмосферскиот притисок го зголемува интензитетот на транспирацијата, бидејќи во овие услови брзината на дифузијата на водената пареа од површината на листот расте.

Концентрацијата на  $\text{CO}_2$  влијае врз механизмот на отворање и затворање на стомите. Ако растенијата се ставаат во атмосфера што не содржи  $\text{CO}_2$ , стомите се отвораат и во мрак. Ако, се ставаат во атмосфера во што концентрацијата на  $\text{CO}_2$  е повисока од вообичаената (0,03%), стомите се затвораат и на светлина.

### **3.6.7 Растителни антитранспиранти**

Недостатокот на вода често се јавува како ограничувачки фактор во растителното производство. Во некои предели врнежите се во недоволни количини, или пак се неправилно распоредени во текот на вегетацијата, така што производството во такви услови се сведува на култури што се отпорни на суша. Еден од начините за интензивирање на растителното производство во таквите области е наводнувањето. Оваа агротехничка мерка понекогаш може да е доста скапа и не може да се примени во сите услови. Со развојот на индустријата, што троши огромни количини вода, и со урбанизација на човековата средина и загадувањето на природата, во светот има сè помалку квалитетна вода која може да се користи. Затоа, поради се поголемата потрошувачка на вода, во поново време се прават напори за изнаоѓање на разни методи со кои снабдувањето со вода кај растенијата во континенталните, семиаридните и аридните средини може да се подобри. Одредени хемикалии од синтетичко потекло кои се

нанесуваат на растенијата, посебно на лисјата, имаат цел да го намалат процесот на транспирација. Со научни опити е докажано дека, под дејство на овие материи, транспирацијата се намалува и до 30%. За време на дејството на растителните антитранспиранти, температурата на растението може да се зголеми за 4 °C. Во практика постојат неколку типови на антитранспиранти, кои зависно од целта што ја постигнуваат се поделени на 3 групи: **материи кои ги затвораат стомите, материи кои ги рефлектираат зраците, материи кои прават заштита на лисјата.**

Антитранспирантите што ги затвораат стомите дејствуваат на метаболизмот и често покажуваат токсично дејство. Тие се инхибитори на метаболизмот. Уште одамна е утврдено дека некои фунгициди, хербициди и други хемиски супстанции инхибитори на метаболизмот имаат својство да ги затвораат стомите, а со тоа да ја намалат и транспирацијата.

Антитранспирантите што ги рефлектираат инфрацрвените зраци исто така дејствуваат врз намалувањето на интензитетот на транспирацијата. Овие зраци во листовите ја апсорбираат водата. Материите што го намалуваат впивањето на топлотните зраци го намалуваат и загревањето на листовите, а со тоа придонесуваат за намалувањена транспирираната вода.

Секој антитранспирент е добар ако влијае на пенетрацијата на CO<sub>2</sub> и O<sub>2</sub>, а не пропушта водена пареа. Такви антитранспиранти има од групата на виши алкохоли, силикони, полиетилени и др. Овие материи формираат тенка или дебела скрама од восочна материја и создаваат заштитен слој, што донекаде може да штити и од инфекции. За третирање на овошни култури се препорачува емулзија од восок, а за градинарските култури маслено-восочен спреј. Јаглеродниот диоксид има улога на антитранспирент, ако неговиот процент во воздухот се зголеми. Така, на пример, ако концентрацијата на CO<sub>2</sub> од 0,03% се зголеми на 0,05% тогаш се намалува транспирацијата за 23%, а нето фотосинтезата се зголемува за 30%.

### 3.6.8 Гутација

Гутација е ослободување на водата во вид на капки (gutta – капка, латински) во течна состојба. За да дојде до оваа појава, потребно е да бидат исполнети оптимални услови за примање на водата, а ослободувањето на водата по пат на транспирација да биде минимално. Во такви услови, гутацијата ја презема функцијата на транспирација, обезбедува рамнотежа во водениот режим и непрекинат тек на водата и на минералните материи. До гутација, обично, доаѓа кога земјиштето е топло и влажно, и кога релативната влажност на воздухот е висока. Оваа појава може да се забележи кај многу зелјести растенија, а уште почесто кај дрвјата во тропските шуми. При гутација водата се излачува преку **хидатоди или водени стоми** што се наоѓаат на врвот или, пак, по рабовите на листот (Слика 3.14).

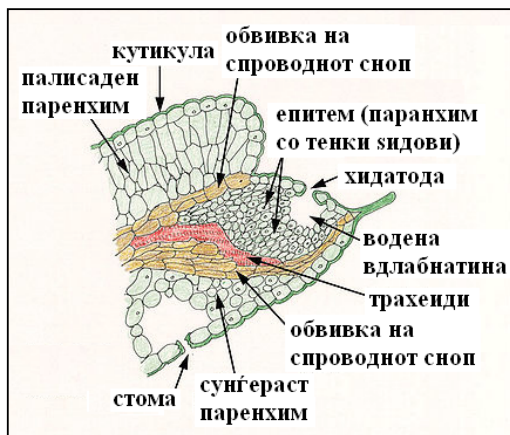
Постојат два типа хидатоди, *пасивни* и *активни хидатоди*.

Преку **пасивната хидатода**, водата се излачува под дејство на кореновиот притисок. Од спроводните садови, под дејство на кореновиот притисок, водата поминува во меѓуклеточните простори на епитемот (паренхимско ткиво со тенки клеточни сидови) и низ отворот на хидатодата го напушта листот.



Слика 3.14. Гутација кај лист од јагода

Преку **активните хидатоиди**, како на пример кај копривата и други растенија, водата може да се излачува преку водени жлезди чија активност не зависи од кореновиот притисок. Излачувањето на водата на овој начин се врши со потрошена енергија, така што се смета како активен процес. Механизмот на излачување на водата преку активните хидатоиди сè уште не е во потполност разјаснет.



Слика 3.15 Хидатода на врвот на листот на надолжен пресек на лист

За одделни видови гутацијата има различно значење. Кај некои тропски растенија може да достигне и до 190 капки излачени во минута. Кај млади растенија од пченка гутацијата може да изнесува околу 20% од транспирираната вода. Во гутациските капки, освен минерални материи, се содржат и органски материи пред сè шеќери, аминокиселини, органски киселини и др. Од составот на гутациската течност може да се одреди метаболичката состојба на растението и степенот на обезбеденост на растението со јони.

### 3.6.9 Солзење

Излачувањето (ексудација) на растителен сок преку ксилемот или флоемот под дејство на кореновиот притисок од стеблото, гранките, лисните дршки или кореновиот врв, се нарекува солзење (плач). Оваа појава настанува во случај на пресек или повреда на растителните органи. Солзењето може добро да се забележи напролет при резидбата на виновата лоза и овошните дрва. Солзењето



може да трае од неколку часови до неколку денови. Оваа појава, во прв ред, зависи од животните активности на коренот, т.е. од интензитетот на примањето на водата, но и од другите физиолошки процеси како што се транспирацијата, фотосинтезата и др. Сокот што се излачува со солзењето покрај минерални материи содржи аминокиселини, витамини, ензими, органски киселини, а особено е богат со шеќери. Количината на ексудат што растенијата ја лачат е многу различна. Така винова лоза за еден ден солзи 1 литар, некои палми 10-15 литри на ден, а брезата 30-35 литри за една недела.

### 3.6.10 Потреба од вода кај растенијата

За нормално одвивање на сите животни процеси во растението е потребна вода. Примањето, транспортот и исфрлањето на водата овозможува растење, развој и опстанок на растенијата, а нивниот меѓусебен однос ја обезбедува рамнотежата на водениот режим, т. е. на водениот биланс. Транспирацијата понекогаш е толку интензивна што целокупната вода во растението може да се замени во текот на еден ден. Во текот на вегетацијата, сончогледот или пченката можат да примат 200 или повеќе литри вода, а виновата лоза за 24 часа исфрла до 1 литар вода. Компирот бара најмногу вода во текот на јуни и јули, за време на цветење и формирање на кртолите. За шеќерната репка најкритичен период во поглед на снабдувањето со вода е јули и август, кога лисната површина, а со тоа и испарувањето на водата, е најголемо. Житата се најосетливи на недостаток од вода до фазата на класење. Пченката е најосетлива од недостаток на вода од цветењето до млечната зрелост, а доматиот од цветењето до формирањето на плодовите.

Табела 3.4 Потребите на некои земјоделски култури од вода

Култура	Принос t·ha <sup>-1</sup>	Вкупно вода во cm <sup>3</sup>
Пченица	4-5	380-430
Пченка	6-7	470-520
Шеќерна репка	50-55	550-600
Компир	30-35	600-700
Луцерка	10-12	700-750

Важен показател за потребите од вода е коефициент на транспирација, што во зависност од растителниот вид и од еколошките услови, се движи во широки граници од 125 до 1650 l·kg<sup>-1</sup>. Коефициентот на транспирација кај пченицата е 250-700, кај пченката 200-400, кај шеќерната репка 250-700, а кај сончогледот од 300-700. Од градинарските култури поголема потреба од вода имаат пиперката, зелката, гравот и грашокот. Поголема отпорност спрема сушата покажуваат дињата и коренестиот зеленчук.

### 3.6.11 Влијание на водениот дефицит врз животните процеси на растението

Водениот режим има големо влијание врз физиолошките и биохемиските процеси во растенијата. Секој дефицит на вода негативно се одразува на овие процеси. Растенијата можат да издржат воден дефицит, но тоа се одразува на приносот. Издржливоста ја обезбедуваат со преместување на водата од постари



во помлади органи, при што се трошат резервите, се затвораат стомите и се намалува транспирацијата. Се смета дека до затворање на стомите доаѓа по зголемената синтеза на апсцисинската киселина. Кога стомите се затворени тогаш фотосинтезата престанува, а со тоа привремено престанува и растењето. Во такви услови доаѓа до недостаток на кислород, а и дишењето се намалува. Во услови на недостаток на вода сложените органски материи се разградуваат до попусти органски материи. При воден дефицит прво се сушат најстарите листови, потоа средните и на крајот најмладите. Кога тургоровиот притисок е еднаков на нула, тогаш настанува потполно овенување. Првиот видлив знак за венење е губењето на тургорот т.е. појавата на венење. Има два вида на венење: **временно и трајно.**

**Временото венење** кај повеќегодишните култури се одразува со формирањето на тенки родни гранки, слаби пупки, ситни и слабо сочни плодови. Временото венење брзо исчезнува, ако на растението му се додаде доволно количество на вода.

**Трајното венење** е неповратно, резултира со летални последици - изумирање.

Растенијата се во состојба извесно време да поднесат одреден недостаток на вода без штетни последици. Постои значајна разлика во способноста за поднесување на водениот дефицит кај одделни видови, сорти и хибриди. Оваа способност на поднесување на водениот дефицит се изразува како **критичен и летален дефицит**.

Критичниот дефицит се изразува во % од вкупната количина на вода и претставува гранична вредност што, ако се надмине, настануваат неповратни промени кај растенијата – летален дефицит. Под критичен дефицит се подразбира до колку проценти растението може да изгуби вода без штетни последици. Над тој процент растението изумира. Критичниот дефицит за некои култури е следниот: луцерката на 70%, пиперката 68%, цвеклото 62%, гравот 54%, домотот 52%, сончогледот 50%, морковот 42% и сојата 41%. Тоа значи дека луцерката може да изгуби најмногу, до 70%, а сојата околу 41% од вкупната содржина на вода. Ако овој процент се надмине растенијата летално венеат, дури и во случај ако во меѓувреме дојдат до вода.

Под воден дефицит се подразбира количината на вода (изразена во %) што недостасува до потполно заситување на растението со вода. Овој параметар е доста важен за одгледување на растенијата и за производство на земјоделските култури. Исто така, тој е битен показател за рационално користење на наводнувањето. Така, на пример, ако луцерката и сојата изгубат по 30% вода, за луцерката не е голем губиток, но за сојата е голем - критичен. Ако актуелниот дефицит се подели со критичниот и количникот се помножи со сто, се добива вредност што укажува во колкава мерка е искористена способноста за поднесување на недостигот од вода во %. (пример: актуелниот дефицит 30% се дели со критичниот 70 за луцерката, а со 41 за сојата и количникот ќе се помножи со 100, се добива искористена способност за поднесување на водениот дефицит од 42% за луцерката, а 73% за сојата).

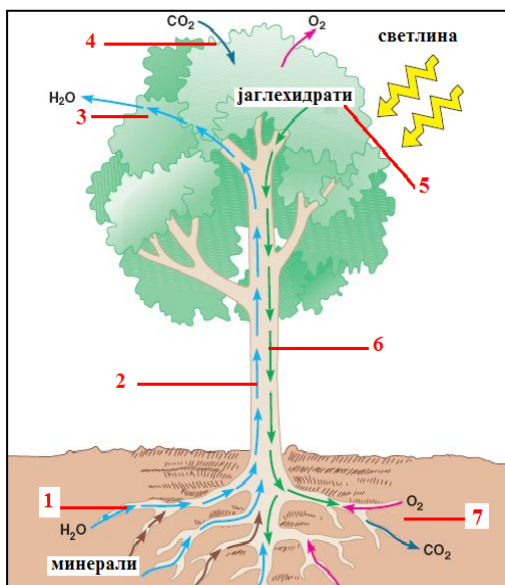
Бавните промени во недостатокот од вода растенијата ги поднесуваат подобро отколку брзите и нагли промени. Наглиот губиток е обично помалку штетен кај растенија кои не се во потполна тургосцентност (максимален тургор).

Во услови на недостаток од вода се менува концентрацијата на клеточниот сок, а со тоа осмотскиот притисок во клетката станува негативен. Водениот дефицит влијае и врз физичките особини на протоплазмата, со тоа што се намалува нејзината еластичност, а се зголемува вискозитетот. Како и сите погоре наведени параметри, така и физичките особини на протоплазмата можат да бидат добар показател за потребите на растението за вода.

## 4. ПРИМАЊЕ, ТРАНСПОРТ И ФУНКЦИЈА НА МИНЕРАЛНИ СОЛИ

### 4.1 Апсорпција на минералните соли

Елементите што влегуваат во составот на органите кај растителните организми имаат потекло од водата, воздухот и почвата. Растенијата го примаат јаглеродот во форма на  $\text{CO}_2$  од воздухот, кислородот има потекло од  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$ , а водородот доаѓа од водата (Слика 4.1). Исто така, растението може да прими одредени количества азот и сулфур од воздухот во форма на  $\text{NH}_3$  и  $\text{SO}_2$ , но сепак, за растителните организми почвата е главен извор како на овие, така и на сите други неопходни елементи. Меѓутоа, растителните организми содржат најголемо количество на вода. Минералните елементи, како соли или почесто како јони, се присутни во секоја клетка, но и во секоја органела. Тие влегуваат во состав на многу органски соединенија, учествуваат во биохемиските реакции и претставуваат важни фактори за одржување на интегритетот на клетките и на нивните делови (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009).



Слика 4.1. Примање и транспорт на водата и на минералните соли низ ксилемот, како и на јаглехидратите низ флоемот на растенијата. 1= Корените ја апсорбираат водата и растворливите минерални материи; 2= Водата и минералните материи се транспортираат нагоре, од корените кон изданоките, како ксилемски сок; 3= Транспирацијата, ослободувањето на водата преку лисјата, создава сила која го повлекува ксилемскиот сок нагоре; 4= Лисјата примаат  $\text{CO}_2$  и ослободуваат  $\text{O}_2$  преку стомите.  $\text{CO}_2$  служи како извор на јаглерод при процесот на фотосинтеза. Дел од  $\text{O}_2$ , создаден при фотосинтезата, се користи за клеточно дишење; 5= Јаглехидратите се создаваат при процесот на фотосинтеза во лисјата; 6= Јаглехидратите се транспортираат како флоемски сок до коренот и од другите делови на растението; 7= Корените вршат размена на гасови со воздушните простори во почвата, примајќи  $\text{O}_2$  и ослободувајќи  $\text{CO}_2$ . Во клеточното дишење  $\text{O}_2$  учествува во разградувањето на јаглехидратите. (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009).

Апсорпцијата на минералните соли кај растенијата зависи од способноста на клетките да развијат механизми за активен транспорт на јони, спротивно на градиентот на концентрацијата. Но, средината од каде се примаат солите не е хомогена и, на мали растојанија во почвата, постојат разлики во составот и концентрацијата на солите. Количеството на соли што го содржат растенијата зависи од капацитетот на коренот и од неговата способност да ги апсорбира солите. Јоните од почвата навлегуваат во клетките на коренските влакненца, бидејќи нивните сидови се тенки и содржат многу пектин. Од епидермалните клетки, јоните можат да излезат во апопластот на кортексот и со помош на водата да дојдат до ендодермот, но исто така, можат да се движат и низ паренхимските клетки преку плазмодезмите. Клетките на ендодермот имаат здебелени радијални сидови (Каспариеви ленти или Каспариев појас), што содржат суберин и целосно се непропустливи, образложено во поглавје 3.5.1. Тангенционалните сидови на овие клетки имаат добро развиени плазмодезми низ кои поминуваат минералните соли и сите други супстанции што се транспортираат во централниот цилиндер. Според тоа, слојот од ендодермот целосно го прекинува патот низ апопластот, но истовремено овозможува континуитет низ симпластот, почнувајќи од епидермисот, па сè до клетките кои граничат со ксилемот.

## 4.2 Примање на минерални елементи

### 4.2.1 Азот, сулфур и фосфор

Азотот, сулфурот и фосфорот влегуваат во состав на органските соединенија и растението не е во состојба да опстане ако тие не се застапени во доволни количини. Во почви сиромашни со азот, недостатокот го надополнуваат бактериите што имаат способност да го фиксираат атмосферскиот азот. Нитратот, фосфатот и сулфатот, како анјони се примаат во клетките на коренот, спротивно на електрохемискиот градиент, бидејќи цитоплазмата, како резултат на активноста на  $H^+$ -АТРаза, е негативно наелектризирана во однос на надворешната средина. Поради тоа, во коренот се развиени механизми за примарен и секундарен активен транспорт.

**Неорганскиот азот** во почвата се наоѓа во две форми, како **нитратен** ( $NO_3^-$ ) и како **амониумов јон** ( $NH_4^+$ ). Минералните честички во почвата воопшто не содржат азот и сите азотни соединенија во хумусот имаат потекло од животински организми. Всушност, амониумовите јони се апсорбираат на честичките од почвените колоиди, а нитратот доаѓа слободен во растворот и поради тоа водата го пренесува во подлабоките слоеви на почвата. Сепак, главен извор на азот во почвата се нитратните јони. Количеството на азот во почвата варира и, поради тоа, растенијата имаат развиено сложен транспортен систем за примање на нитратите. Меѓутоа, познато е дека нитратите во кореновите клетки навлегуваат по пат на активен транспорт. Епидермалните клетки на коренот, во клеточната мембрана имаат  $H^+$ -АТРази кои излучуваат протони и создаваат електрохемиски градиент. Нитратите навлегуваат во клетката во котранспорт со протоните, при што е запазена моменталната деполаризација. Тоа значи дека, покрај еден нитратен јон ( $NO_3^-$ ) со негативна наелектризираност, во клетката мора да навлезе уште еден позитивно наелектризиран протон. Кога нитратот ќе влезе во клетката, тој се задржува во мало количество и подлежи на редукција во цитоплазмата. Поголем дел од  $NO_3^-$  се акумулира во вакуолата, поминувајќи

низ јонските канали на тонопластот, а оттаму, според потребите се враќа назад во цитоплазмата.

**Сулфурот** се наоѓа во различни минерали и во органските соединенија. Неорганските соединенија на сулфурот се претставени со разни сулфиди, од каде под влијание на фотосинтетичките бактерии, се добиваат сулфати. Растенијата секогаш го апсорбираат сулфатниот јон од почвата, но во индустриските области тие можат да ги користат и гасовите  $\text{SO}_2$  или  $\text{SO}_3$ . Сулфатниот јон може да се апсорбира на површината од колоидите и се заменува со хидроксилниот јон. При алкализација на почвата,  $\text{OH}^-$  јоните се врзуваат за колоидите, а сулфатните јони се ослободуваат и преминуваат во растворот. Во примањето на сулфатите учествуваат два транспортера со висок и низок афинитет кон сулфатот.

**Фосфорот** во почвата се наоѓа во форма на фосфати, кои потекнуваат од разградените органски соединенија. Во природата некои фосфатни форми можат да бидат достапни за растенијата и видот на застапените фосфатни јони зависи од киселоста на почвата. Така, во кисели почви е присутен  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , на слабо кисели и неутрални  $\text{HPO}_4^{2-}$ , додека на алкални  $\text{PO}_4^{3-}$  јонот. Од сите овие три типови на фосфатни јони, растенијата најдобро го примаат едновалентниот фосфатен јон означен како **лесно достапен фосфор**. Неговото количество зависи од присуството на јони на алуминиум, железо, калциум и од активноста на микроорганизмите. При висока рН вредност и во присуство на калциумови јони, се јавува тробазен  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , што е нерастворлив во вода и достапен за растенијата. При недостаток на фосфати во почвата, често од клетките на коренот се лачат фосфатази што ги разложуваат фосфатните естри во ризосферата и на растенијата им овозможуваат да апсорбираат повеќе фосфати. Фосфатните јони се внесуваат во клетките на коренот преку транспортери што имаат висок и низок афинитет. Постојат поголем број транспортери за фосфатните јони. Кај некои микоризни растенија, при недостаток на фосфати, се формираат терциерни корени, т.н. **протеоидни корени**, што се за прв пат се опишани кај растенијата од фамилијата *Proteaceae*. Овие корени растат на одредени растојанија по должината на главниот корен. Тие имаат голема површина, од која излучуваат органски киселини, особено цитрати. Органските киселини ги врзуваат јоните на металите (Al и Fe) од околината на коренот и, притоа, во почвата значително се зголемува количеството на слободниот фосфат (Спасеноски, М. и Гаџовска-Симиќ, С., 2009).

#### 4.2.2 Други елементи

**Калиумот** во почвата се наоѓа во растворена форма и, поради тоа, е лесно достапен за растенијата. Освен при дефицит на азот и фосфор, и при дефицит на калиум се користи вештачко ѓубриво што ги содржи овие три елементи (NPK). Активноста на повеќе транспортни системи во клетката прв пат била забележана на примерот со калиум. Калиумот се транспортира со секундарен активен транспорт со примена на протонските моторни сили што ги остварува Р-АТРазата. Транспортните системи за  $\text{K}^+$  се познати како **механизам I** и **механизам II**.

Механизмот I е претставен со котранспортерите што вршат транспорт на  $\text{K}^+$  и  $\text{H}^+$  јони низ симпластот од надворешната средина во цитоплазмата. Овие котранспортери имаат висок афинитет кон  $\text{K}^+$  јони. Кај *Arabidopsis thaliana*

било откриено дека со еден апсорбиран јон од  $K^+$  заедно навлегува уште еден позитивен јон ( $H^+$ ). Селективноста спрема едновалентните позитивни јони го има следниот редослед:  $K^+ > Cs^+ > Rb^+ > Na^+ > NH_4^+$ . Во овој е карактеристичен високиот афинитет спрема цезиумот, а од друга страна, е познато дека овој елемент е многу токсичен за растителните клетки. Пренесувачот или котранспортерот, на кого му се препишува активноста на механизмот II, односно примањето на  $K^+$  јон од растворот, е сличен со активноста на јонските канали. Кај протопласти добиени од клетките на кореновите влакненца од пченица, било утврдено присуство на влезни  $K^+$  канали. Овие канали се високо селективни спрема калиумот, кому најблизок му е рубидиумот, а цезиумот во овој случај е на крајот од низата на едновалентните катјони. На тој начин, освен калиумот и рубидиумот, се примаат и јоните на амониумот, натриумот, калциумот, магнезиумот, железото, хлорот, бромот, како и фосфатот, сулфатот и боратот.

**Калциумот** во почвата го има во поголеми количества и влегува во составот на минералите или нерастворливите соли. Всушност, јоните на  $Ca^{2+}$  се апсорбирани на површината на колоидите и  $Ca^{2+}$  како катјон учествува во размената на јоните помеѓу колоидите и слободниот раствор. Кога се зголемува концентрацијата на  $H^+$  јони, тие го заменуваат  $Ca^{2+}$  јон кој преминува во растворот и на тој начин станува достапен за растенијата. Ако почвата е кисела, за неутрализацијата често се додаваат калциумовите соли ( $CaO$  или  $CaCO_3$ ) во тој случај  $Ca^{2+}$  јонот може да замени многу други јони што дотогаш биле сврзани.

**Магнезиумот** во почвата се наоѓа во нерастворлива форма, како силикат и карбонат. Јоните на  $Mg^{2+}$  можат да бидат апсорбирани на површината од колоидите и истите можат да се ослободат со размена. Песокливите почви содржат недоволно количество магнезиум и тој може да се надополни со додавање на доломитен вар.

**Железото** е микроелемент што од почвата се апсорбира како катјон. Железото во почвата го има во поголеми количества, во споредба со другите микроелементи. Но, растенијата железото го апсорбираат како феро ( $Fe^{2+}$ ) и фери ( $Fe^{3+}$ ) јони, што ги има во многу мали концентрации во почвата. Ако се зголеми киселоста на почвата (pH 4-6), тогаш се зголемува концентрацијата на тровалентните  $Fe^{3+}$  јони. Јоните на железото не се примаат директно од растворот, туку од комплексите со органски соединенија. Тие органски соединенија се познати како **хелати** што се формираат во почвата, а хелатите што ги излачуваат почвените бактерии и габи се познати како **сидерофори**. Во сидерофорите се наоѓа сврзан  $Fe^{3+}$  јонот, а со тоа неговата достапност се зголемува. При недостаток на железо, кај растенијата се активираат различни биохемиски механизми. Кај сите дикотиледони и монокотиледони растенија, со исклучок на некои видови треви (Poaceae), недостатокот на железо ја индуцира активноста на ензимот **фери-редуктаза** во клеточната мембрана на епидермалните клетки на коренот. Овој ензим со коензимот NADPH го редуцира хелираниот  $Fe^{3+}$  при што се ослободува  $Fe^{2+}$  јонот, кој има поголема растворливост. Во епидермалните клетки се индуцира појавата на два различни транспортера за  $Fe^{2+}$ , од кои едниот има висок, а другиот низок афинитет кон  $Fe^{2+}$  јоните. Истовремено се зголемува и активноста на протонската P-АТРаза на мембраната на епидермисот, која ја закиселува околината на коренот, со што се зголемува концентрацијата на  $Fe^{3+}$ -хелатите. Притоа, во клетките на коренот се зголемува синтезата на органските

киселини малат и цитрат, што се познати како ефикасни хелатори  $\text{Fe}^{3+}$  што се излучуваат во ризосферата.

**Манганот** е микроелемент кој влегува во состав на различни карпи, додека во почвата го има сосема малку во слободна или врзана состојба. Манганот, врзан за органските остатоци, е нерастворлив во вода. Растенијата овој елемент најдобро го примаат во кисела и слабо аерирана почва, каде што манганот се наоѓа како двовалентен јон. При рН 6-8, некои микроорганизми го оксидираат манганот во три и четиривалентни јони, кои се достапни за растенијата.

**Бакарот** се наоѓа во состав на некои минерали, а слободните јони можат да се апсорбираат на површината на органските и неорганските колоиди, од каде можат да се ослободат по пат на размена.

**Цинкот** во почвата се наоѓа како двовалентен јон, апсорбиран за колоидите.

**Борот** го примаат растенијата во форма на борна киселина, која се наоѓа во почвата.

Освен овие елементи кои се неопходни за растенијата, во почвата се наоѓаат и многу други елементи, кои растенијата ги примаат, и покрај тоа што не им се потребни. Во оваа група на елементи се вбројуваат **натриумот** и **силициумот**. Натриумот во почвата го има како  $\text{NaCl}$ , и тој може да има негативно дејство врз растот и развитокот на растенијата. Силициумот во растенијата е застапен во значителни количества затоа што е еден од најзастапените елементи во почвата (Спасеноски, М. и Гаџовска-Симиќ, С., 2009).

### 4.3 Транспорт на минералните соли во растенијата

Првите експерименти направени со цел да се одговори на прашањето дали солите се транспортираат низ ксилемот или низ флоемот, се базираат врз анализата на сокот (*ексудат*) од овие две ткива. Изолираните ексудати биле анализирани со примена на радиоактивен калиум ( $^{42}\text{K}$ ) и фосфор ( $^{32}\text{P}$ ). Притоа било покажано дека калиумот се транспортира нагоре низ стеблото само низ ксилемот, но дека постои интензивен латерален транспорт од ксилемот во флоемот. Се смета дека, на ваков начин, ситестите цевки и другите ткива во коренот се снабдуваат со калиум. Од друга страна, било утврдено дека фосфорот се транспортира низ флоемот во насока на коренот, но исто така, бил утврден и латерален транспорт од флоемот во ксилемот. Сулфурот и фосфорот се движат низ ксилемот во листовите и нивното количество зависи од транспирацијата. Ако транспирацијата е интензивна, тогаш вишокот на соли се враќа преку флоемот од листовите во коренот. Калциумот се движи само низ ксилемот и се задржува во ткивото на листот, бидејќи многу слабо се пренесува преку елементите на флоемот. Според тоа, минералните соли од коренот се движат низ ксилемот, а од листовите низ флоемот. Способноста на растенијата да примаат соли преку листовите и да ги пренесат во другите растителни органи има примена во фолијарната исхрана.

Неорганските компоненти на ксилемскиот сок се претставени со соли на  $\text{K}$ ,  $\text{Mg}$ ,  $\text{Ca}$ ,  $\text{Fe}$ , нитрати и сулфати. Јоните на металите се транспортираат како хелати поврзани за органските киселини или за јаглехидратите. Количеството на минералните соли во ксилемскиот сок зависи од составот на подлогата и може да се менува во растението во текот на денот. Исто така, стадиумот на развитокот на растението има влијание врз составот на ксилемскиот сок. Така,



на пример, напролет ксилемскиот сок е богат не само со минерални соли, туку и со многу други соединенија. Солите и другите супстанции што се растворени во ксилемскиот сок, се движат пасивно низ растенијата заедно со силата што ја индуцира транспирацијата. Според тоа, интензитетот на транспирацијата може да има влијание врз акумулацијата на минералните соли само кога растенијата растат на подлога богата со минерални материи.



Слика 4.2 Транспорт на водата од почвата со висок воден потенцијал ( $\Psi$ ) кон растителните органи со низок воден потенцијал ( $\Psi$ )

Растителните органи што имаат потреба од минерални соли истите ги апсорбираат од ксилемот или преку дифузија низ апопластот, или по пат на активен транспорт. Притоа, се намалува нивниот осмотски потенцијал и, па така одредено количество вода се транспортира во правец на растителните органи (Сл. 4.2). Така, на пример, органите што растат, листовите, цветовите и плодовите, претставуваат центри што апсорбираат многу супстанции од соседните ткива. Солите се транспортираат од котиледоните во правец на стеблото и коренот. Според тоа, транспортот на солите и во младите и во старите листови се врши преку флоемот. Се смета дека транспортот на солите се врши како резултат на разликата во хемискиот потенцијал на супстанциите на двата краја од флоемскиот пат. Ткивата кои содржат резерви, или листовите што го завршиле растењето, имаат негативен хемиски потенцијал, односно поголема концентрација на негативни јони. Органите што растат, како што се стеблото и коренот, младите листови, цветовите и плодовите имаат позитивен хемиски потенцијал и, според тоа, солите се движат низ градиентот на потенцијалот (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009).

#### 4.4 Функција на минералните елементи

Минералните елементи можат да се групираат на повеќе начини, зависно од нивната функција. Секоја нивна поделба е условена, поради тоа што еден елемент може да има повеќе функции и да не ѝ припаѓа само на една група.

##### 4.4.1 Елементи што влегуваат во состав на органските соединенија

Некои неопходни елементи учествуваат во градбата на многу важни органски соединенија. Јаглеродот, водородот и кислородот го сочинуваат основниот скелет на сите соединенија, а извор на овие елементи се водата и  $\text{CO}_2$ . Азотот не влегува во состав на сите органски соединенија, но тој се вбројува во оваа група на елементи затоа што влегува во состав на најважните макромолекули: протеини, нуклеотиди и нуклеински киселини. Сулфурот влегува во состав на протеините и сулфолипидите кои се основни составни делови на секоја клетка. Азотот и сулфурот се наоѓаат во составот на голем број секундарни соединенија. Фосфорот се вбројува во оваа група како сопствен дел на нуклеинските киселини, фосфолипидите и многубројни фосфатни естри.

Сите други елементи, освен калиумот, влегуваат во состав на одделни органски соединенија, но начинот на нивното врзување е различен. Металите и металоидите не се подложни на никаква хемиска трансформација и не градат ковалентни врски со останатиот дел од соединението. Катјоните градат координациски комплекси со атомот на кислородот или азотот. Така, јонот на  $\text{Mg}^{2+}$  е врзан за атомите на азотот во порфириинскиот прст на хлорофилот, а јоните на  $\text{Fe}^{2+}$  во хемот.  $\text{Cu}^{2+}$  и  $\text{Zn}^{2+}$  влегуваат во состав на некои ензими, а  $\text{Ca}^{2+}$  гради координациски врски со полигалактуронската киселина во клеточниот сид. Овие катјони можат лесно да се истиснат од органските соединенија.

##### 4.4.2 Функција на некои минерални елементи

**Азотот** како елемент влегува во состав на аминокиселините, протеините и нуклеинските киселини. Во органските соединенија, азотот го заменува јаглеродот, градејќи хетероциклични прстени. Во споредба со јаглеродот, азотот подобро гради комплекси со металните јони. Такви комплекси се порфирините, каде што азотот се врзува за  $\text{Mg}^{2+}$  или  $\text{Fe}^{2+}$ . Азотот учествува во формирањето на пептидните врски и аминокиселините можат да бидат слабо позитивно наелектризирани со примање на уште еден протон ( $-\text{NH}_4^+$ ). Азотот учествува во формирањето на водородните врски, кои имаат важна улога во формирањето на секундарна и терциерна структура на протеините и нуклеинските киселини.

**Калциумот** е есенцијален елемент за сите виши растенија, додека пак, за габите и алгите е потребен во помали количества како микроелемент. Овој елемент, клетката го прима пасивно, а во цитоплазмата се одржува мало количество калциум преку активно отстранување на  $\text{Ca}^{2+}$  низ плазмалемата, како и со негова акумулација во клеточните органели. Во листовите,  $\text{Ca}^{2+}$  е врзан во форма на соли, како што е калциум карбонатот, кој во некои растенија гради цистолати, или пак се инкрустрира во клеточните сидови, од друга страна, калциум оксалатот формира кристални структури. Калциумот се јавува во форма на калциум фосфат и калциум сулфат, а постојат и соли на калциумот со органските киселини, како што е фитинот. Во средната ламела од клеточниот сид е присутен калциум пектат, што има важна улога во одржувањето на неговата

цврстина. Се претпоставува дека  $\text{Ca}^{2+}$  поврзува некои групи фосфолпиди и протеини од мембраната, со што се одржува интегритетот на мембраната, а наедно се спречуваат нејзините оштетувања и пасивна пропустливост. Во хромозомот, калциумот ја одржува стабилноста на комплексот DNA-протеин.

**Магнезиумот** во растителните ткива, околу 70%, се наоѓа во форма на слободни јони ( $\text{Mg}^{2+}$ ), што најчесто се поврзани со анјонски групи во органските соединенија.  $\text{Mg}^{2+}$  јони се јавуваат како активатори на голем број ензими, како што се киназите, што пренесуваат фосфатни групи и нуклеотиди. Магнезиумот има значајна улога во фотосинтезата, бидејќи во присуство на светлина овие јони, преку активен транспорт, се пренесуваат од внатрешноста на тилакоидите во стромата, каде што ја активираат рибулоза-1,5-бифосфатната карбоксилаза. Магнезиумот е значаен за одржување на стабилноста на рибозомите, бидејќи ги поврзува RNA и протеините. Сепак, најважна структурна функција на магнезиумот е неговото присуство во градбата на хлорофилот.

**Железо.** Во клетките на листот, вишокот на железо најчесто се врзува за еден фосфопротеин и гради кристали на фитоферин. Железото има незаменлива функција во различни редокс системи, бидејќи лесно може да прима или испушта електрон. Токму на ова се базира и активноста на многу пренесувачи на електрони на хлоропластите и митохондриите. Познато е дека цитохромите содржат атом на железо врзан за хемот, а хемот се наоѓа и во некои оксидази, пероксидази и каталази. Некои пренесувачи на електрони, како што се феродоксинот и протеините со Fe-S група, не содржат порфирански прстен. Сепак, независно од преносот на електрони, железото се јавува како активатор на некои ензими што учествуваат во синтезата на порфиранскиот прстен.

**Манган.** Во растенијата, двовалентниот манган е активатор на повеќе ензими, кои учествуваат во циклусот на трикарбоксилните киселини, синтезата на масните киселини и на нуклеинските киселини. Посебно е значајна функцијата на манганот во хлоропластите, каде што влегува во состав на комплексот на кислородот при фотолиза на водата. Во некои случаи, може да биде заменет со друг двовалентен јон, како што е магнезиумот.

**Бакарот** во растителните клетки учествува во некои редокс системи, поради тоа што атомот на бакар има способност да ја менува валентноста ( $\text{Cu}^+ \leftrightarrow \text{Cu}^{2+}$ ). Бакарот претставува составен дел на ензимот цитохром оксидаза во митохондриите и на пластоцијанинот во хлоропластите. Некои ензими што содржат бакар (оксидаза на аскорбинската киселина, тирозиназа, полифенол-оксидаза) реагираат со  $\text{O}_2$ , во кој се редуцира  $\text{H}_2\text{O}$  или  $\text{H}_2\text{O}_2$ .

**Цинкот** е составен дел на ензимот алкохол дехидрогеназа и од него зависи врската помеѓу NAD и апоензимот. Цинкот претставува активатор на карбоанхидразата, која го ослободува  $\text{CO}_2$  од бикарбонатите. Се јавува и како активатор на некои ензими што учествуваат во биосинтезата на аминокиселината триптофан.

**Борот** е есенцијален елемент за вишите растенија, но тој не е неопходен за микроорганизмите и габите, како и за животните. Затоа, борот е одговорен за некои функции, што се одвиваат само во растителните организми. Борот е потребен во многу мали количини, и неговата токсична концентрација е околу 10 пати повисока од оптималната доза. Тој е лоциран во клеточниот сид (до 90% од вкупниот бор) и во клеточната мембрана. Во клеточниот сид борот се врзува

со полисахаридите формирајќи естри со хидроксилните групи, а во средната ламела, најчесто, се врзува за пектините. Овој елемент се транспортира со водената струја низ растението, а кога е врзан и со алкохолите сорбитол и дулцитол, се движи низ флоемот. Големи количества на бор остануваат во апопластот и на надворешната страна од плазмалемата, каде што имаат влијание врз транспортот на јаглехидратите низ мембраната. Борот е потребен во поголема концентрација во репродуктивната, отколку во вегетативната фаза од развитокот. Борот го стимулира и растењето на поленовата цевка, а при негов недостаток се јавува малформација на цветовите и лош квалитет на плодовите.

**Молибденот**, во споредба со другите елементи, е потребен во најмали количества. Тој е составен дел на ензимите нитратна редуктаза и ксантинска дехидрогеназа. При недостаток на Мо, растенијата не се во можност да го користат нитратот. Се претпоставува дека Мо учествува и во синтезата на аскорбинската киселина. Кај микроорганизмите, кои имаат способност да го фиксираат азотот, молибденот се јавува и како составен дел на ензимот нитрогеназа.

**Хлорот** е кофактор во фотосинтезата при транспорт на електроните од водата до фотосистемот II (P680). Причината поради која хлорот порано не се вбројувал во групата на есенцијални микроелементи, е тоа што истиот секогаш го имало доволно во околината на растенијата и неговиот недостаток во природата никогаш не е забележан. Кај халофитните растенија, хлорот се наоѓа во многу висока концентрација, бидејќи тие го акумулираат во поголеми количества отколку што им е потребно. Овој елемент, обично, се јавува како придружен анјон при транспортот на калиум и има големо значење за одржување на тургорот, особено во стомните клетки. При фотосинтеза кај некои алги е утврдено дека хлорот може да биде заменет со бром во повисоки концентрации и тоа било причината да се негира припадноста на хлорот во групата на есенцијални елементи. Сепак, функционален елемент во природата е секогаш хлорот, а не бромот.

**Никелот** се јавува како есенцијален елемент кај житните растенија од умерениот појас. Тој е составен дел од ензимот уреаза, кој е присутен кај многу растенија. При недостаток на никел, растенијата акумулираат токсични количества на уреа во своите ткива. Функцијата на никелот најдобро се проучува преку симптомите на неговиот дефицит. Така, на пример, семето на јачмен, кое три генерации е одгледувано во раствори без никел, има за 50% помала 'ртливост, а растенијата кои 'ртат се слаби. Меѓутоа, сè уште не е познато во кои физиолошки функции никелот има специфично дејство (Brown и сор., 1987).

**Кобалтот** е есенцијален елемент само за два растителни вида, но тој е неопходен за алгите и бактериите. Кобалтот е составен дел на витаминот B<sub>12</sub> и неговата употреба кај *in vitro* култури на растителни ткива може да се замени токму со додавање на овој витамин. Бактериите што го фиксираат азотот и живеат во симбиоза со вишите растенија во отсуство на кобалт, не се во состојба да ја вршат својата функција. Поради тоа, кобалтот е есенцијален елемент и за вишите растенија, ако тие се одгледуваат без присуство на азот и единствен извор на азот им е симбиотската фиксација.

**Натриум.** Растенијата можат да живеат без присуство на натриум, но сепак, кога натриумот е присутен во растителните ткива, тој има одредена физиолошка улога. Натриумот учествува во одржувањето на осмотскиот потенцијал на

клеточниот сок. Во одредени количества, тој може да го замени калиумот, и поради тоа, истиот се вбројува во групата на корисни елементи. Натриумот е есенцијален елемент за халофитните растенија, кои живеат на почви со висока концентрација на NaCl. Тоа е утврдено кај растението *Atriplex* и кај некои други растителни видови, а каде што  $\text{Na}^+$  има важна улога во осморегулацијата.

**Силициумот** не е есенцијален елемент кај вишите растенија, иако некои растенија го акумулираат во поголеми количества. Такви растенија се тревите, трската, копривата и *Equisetum*. Силициумот ги импрегнира клеточните сидови и ја дава потребната цврстина. Тој претставува неопходен елемент за силикатните алги. Силициумот е корисен елемент, бидејќи ја намалува токсичноста на високите концентрации на манганот и железото.

#### 4.5 Симптоми при недостаток и вишок на елементите

Дефицитот на микроелементите, најчесто, се манифестира со намалено растење и надземни органи, а дефицитот на микроелементите се опишува преку различни заболувања.

##### 4.5.1 Азот, сулфур и фосфор

При недостаток на азот, растенијата имаат мал раст и ситни листови, цветови и плодови, поради тоа што е намалена синтезата на органските соединенија (протеини). Појавата кога листовите ја губат зелената боја е позната како хлороза. При оваа појава кај стеблото, лисните дршки и лисните нерви, наместо хлорофил се јавуваат други пигменти, како што се антоцијаните, и затоа овие делови имаат црвенкасто обојување. Хлорозата се појавува кај постарите листови што порано опаѓаат, а младите листови ја задржуваат зелената боја подолг временски период, бидејќи азотот се транспортира од старите во младите листови. При дефицит на азот се забавува делбата на клетките, страничните пупки побавно се развиваат и растенијата послабо се разгрануваат. Исто така, синтезата на аминокиселините и протеините се намалува, а јаглехидратите се акумулираат во поголеми количества, при што хлоропластите се распаѓаат поради формирањето на големи скробни зрна. При виски концентрации на азот, стеблото и листовите бујно се развиени, кореновиот систем е мал, а кај многу растителни видови се намалуваат плодовите. Со цел да се добие добар принос, азотот се додава во комбинација со фосфорот и калиумот (NPK), бидејќи многу е важен односот на овие три елементи.

Во природни услови, кај растенијата многу ретко се јавува недостаток на сулфур, но во експериментални услови дефицитот на сулфур предизвикува симптоми слични на оние кои се јавуваат при недостаток на азот. При недостаток на сулфур, растенијата се мали со заостанат раст, во листовите се губи хлорофилот и кај младите листови се појавува хлороза. Исто така, синтезата на аминокиселините е намалена, а се зголемува синтезата на јаглехидратите. При недостаток на сулфур, листовите се мали, тесни и жолто-зелени а со тоа значително е намален интензитетот на фотосинтезата. Во индустриските области, во воздухот многу често се присутни големи количества на  $\text{SO}_2$ , кој преку дождовите лесно може да пристигне во почвата, како и до растителните организми. Малите количества на  $\text{SO}_2$  што се штетни за човекот, за многу растителни видови можат да бидат корисни. Сепак, поголемите концентрации

на  $\text{SO}_2$  се штетни и за растенијата, бидејќи  $\text{SO}_2$  при контакт со водата преминува во бисулфит ( $\text{HSO}_3^-$ ) во клетките. Бисулфитот го разорува хлорофилот и ја инхибира фотосинтезата. Сепак, во индустриските области, повисоките концентрации на  $\text{SO}_2$  ја уништуваат природната вегетација и го намалуваат приносот на земјоделски култури.

Дефицитот на фосфор предизвикува разни симптоми кај растенијата. Растенијата имаат мал раст, но листовите имаат зелена боја и немаат хлороза. Крајниот симптом при недостаток на фосфор е некроза на различните органи. При недостаток на фосфор, пупките остануваат подолг временски период во дормантна состојба, а наедно е спречено и страничното разгранување. Кај растенијата се јавуваат промени во хемискиот состав, а особено во односот помеѓу протеините и јаглехидратите. При недостаток на фосфор (за разлика од азот) се забавува цветањето.

#### **4.5.2 Калиум, калциум и магнезиум**

Недостатокот на калиум предизвикува типични промени на листовите кај растенијата. Тие се свиткани по рабовите, имаат жолти дамки, што подоцна стануваат некротични. Старите листови се уништуваат, како резултат на подвижноста на калиумовиот јон во растенијата. Кај монокотилните растенија страдаат лисните врвови, а потоа некрозата се проширува на базалните млади делови. При недостаток од калиум се спречува фотосинтеза и, поради намалената синтеза на пептидните врски, започнува акумулирањето на редуциските шеќери.

Меристемските ткива особено се чувствителни при недостаток на калциум. Овој елемент кај растенијата е потребен за изградба на средната пектинска ламела по делбата на клетките, како и за микротубулите во делбенето вретено. Недостатокот на калциум предизвикува многу аберации при делбата на јадрото, како што се: амитоza, заостанување и слепување на хромозомите во анафаза, формирање на две јадра или јадра со констрикција. При недоволното количество на калциум страдаат корените кај растенијата, што не е појава при дефицит на повеќе други елементи. Кореновиот меристем умира, а кореновиот врв во пресек изгледа како да се разгранува дихотомно. Страничните корени и кореновите влакненца не се развиваат и корените се сиви и слузави. Листовите се мали, свиткани и со изразена хлороза. Калциумот се задржува во ткивата во раната фаза од развитокот на растението поради тоа што не се транспортира низ флоемот и, при недоволно количество на калциум, се јавуваат симптомите на младите листови. Вишокот на калциум го забавува созревањето на плодовите и сенесценцијата (старењето). Посебно значење има присуството на Са-пектатот во средната ламела, бидејќи на тој начин се зголемува отпорноста на растенијата кон габни инфекции.

При дефицит на елементот магнезиум не се синтетизира доволно хлорофил и листовите се хлоротични. Хлорозата се јавува кај старите листови, при што се забележуваат хлоротични дамки во мезофилот, во кои по губењето на хлорофилот, се формираат антоцијани, поради што дамките се црвено обоени. Во подоцнежните стадиуми, при дефицит на магнезиум, листовите стануваат некротични.



#### 4.5.3 Железо, манган, бакар и цинк

При недостаток на железо престанува синтезата на хлорофил и се јавува хлороза. При слабата подвижност на железото, хлорозата прво се јавува во младите листови. Кај некои растителни видови, хлорозата има типичен изглед, бидејќи се шири во мезофилот, а ткивото на спроводните снопочиња (лисни нерви) останува подолго време зелено.

При недостаток на манган доаѓа до дезорганизација на ламеларниот систем на хлоропластите, поради што се јавуваат хлоротични и некротични дамки во мезофилот. Сепак, структурата на јадрата и на митохондриите не се променува. Зависно од растителниот вид и неговата старост, хлоротичните дамки можат да се јават кај младите, а понекогаш и кај старите листови.

Бакарот се наоѓа во мали количества кај растенијата и при негов недостаток се јавуваат типични симптоми, како што се хлороза и некроза на младите листови, намалена лигнификација и излучување на смоли кај некои дрвенести растенија. Кај младите растенија доаѓа до изумирање на стеблото, чиј врв расте во форма на буквата S, а младите листови имаат набрана површина.

При недостаток на елементот цинк престанува синтезата на аминокиселината триптофан, како и на индолните ауксини што се добиваат од триптофанот. Растенијата имаат мал раст и куси интернодии, а листовите изгледаат како да формираат розети. При дефицит на цинк се јавува болеста „ситни листови“, при што се забележуваат мали и свиткани листови со појава на хлороза и некроза.

#### 4.5.4 Бор, молибден и хлор

При недостаток на бор изумира кореновиот меристем, бидејќи е невозможен транспортот на сахароза до коренот. Во краток временски период изумираат и меристемските ткива на страничните пупки и се забележува појава на дихотомно разгранување. Исто така, при дефицит на борот се уништува камбијалното ткиво. Сепак, највисока концентрација на бор се јавува во толчникот и растењето на поленовата цевка е стимулирано токму од овој елемент. Хлорозата се јавува многу ретко, како резултат на отсуство на бор, и затоа дефицитот на овој елемент значително се разликува од недостатокот на другите елементи.

Дефицитот на молибден предизвикува хлороза, свиткување на листовите, некроза на маргините на листовите, како и опаѓање на цветовите. Типични симптоми на недостаток на молибден се јавуваат кај карфиолот, каде што не се развива мезофилот, а листовите имаат форма на камшик.

Во природата, многу ретко се забележува дефицит на хлор, бидејќи овој елемент е секогаш присутен во доволно количество кај растенијата. Според тоа, дефицитот на хлор може да се проучува само во експериментални услови, и тогаш растенијата слабо се развиени и имаат многу мали стебла и корени.

#### 4.6 Токсични елементи

Некои елементи во поголеми концентрации можат да бидат токсични за растителните видови. Токсичноста на тешките метали претставува проблем со подеднакво значење како и недостатокот на есенцијалните елементи.

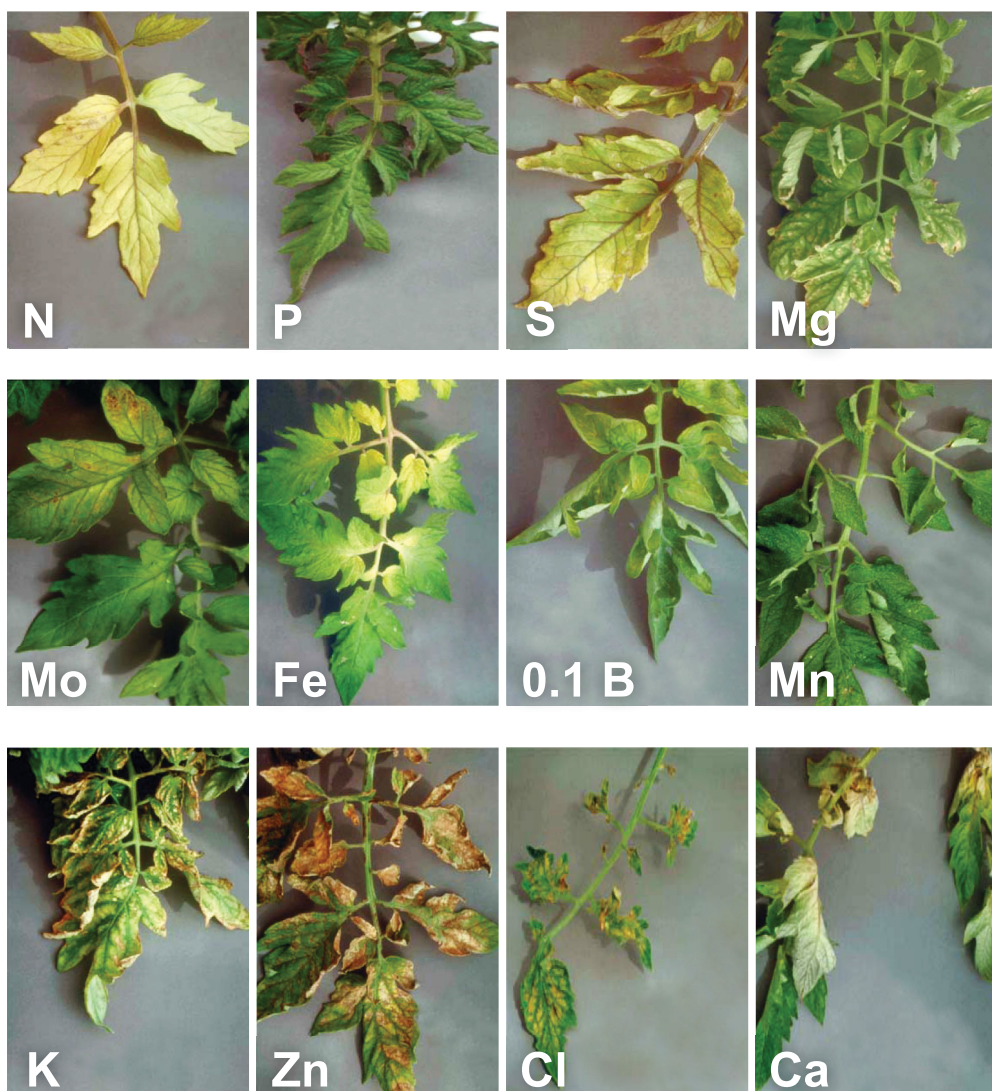
Алуминиумот е токсичен елемент што се наоѓа на трето место во однос на застапеноста на земјината кора. Сепак, соединенијата на алуминиумот не се раствораат во алкална, неутрална или слабо кисела средина, туку алуминиумовите



соли се раствораат само во почви со киселост помала или еднаква на рН 5 и само тогаш се токсични. Киселите почви заземаат само околу 30% од вкупната површина на земјата и затоа токсичноста на алуминиумот е една од главните причини поради што овие почви се непогодни за растенијата. Растенијата можат да ги апсорбираат солите на тешките метали преку листовите или преку коренот и тогаш тие бавно растат или целосно исчезнуваат во загадените области. За разлика од нив, постојат и растителни видови кои опстануваат на почви богати со тешки метали. Се претпоставува дека се работи за растителни видови кои имаат голема генетска варијабилност и на тој начин се развиваат популации толерантни кон загадената средина.

#### **4.7 Толеранција кон тешките метали**

Тешки метали, што најчесто се среќаваат во почвата, се: олово, кадмиум, бакар, цинк, жива, арсен, како и радионуклидите (ураниум, стронциум и плутониум). Меѓу растенијата постојат големи разлики во однос на толеранцијата спрема тешките метали. Познати се растенијата означени како хипер-акумулатори, како: *Thlaspi caerulensis*, кој акумулира 4% цинк, а поднесува и кадмиум, *Sedum album*, дрвенесто растение кое акумулира никел до 25% од сувата тежина. Биохемиската основа за толеранција на тешките метали се базира на тоа што растенијата содржат протеини со мала молекуларна маса, во чиј состав има цистенин. Овие протеини се наречени металопротеини. Цистеинските остатоци, со помош на –SH групите, ги врзуваат јоните на металите и градат комплекси кои се исклучуваат од физиолошките процеси. Исто така, растенијата произведуваат и полипептиди што ги врзуваат јоните на металите. Овие полипептиди се викаат фитохелатини, што содржат репетитивни секвенции на глутамил-цистеинил врзани за глицинот, а откриени се кај многу растенија кои се изложени на тешки метали. Биосинтезата на фитохелатините на растенијата им овозможува да преживеат во контаминирана средина. Толерантните растенија имаат големо значење за озеленување на површините што содржат тешки метали (Спасеноски, М. и Гаџовска-Симиќ, С., 2009).



Слика 4.3 Симптоми при недостаток на некои макро и микроелементи кај растенијата (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

## 5. ФОТОСИНТЕЗА

Опстанокот на живите организми зависи од активноста на растителниот свет. Растенијата се единствени организми способни енергијата од сончевото зрачење да ја претвораат во форма која е неопходна за живот. Во текот на тој процес се ослободува кислород, кој е услов за живот на сите растенија и животни. Процесот, во текот на кој светлосната енергија се конвертира во хемиска и се акумулира во облик на органски соединенија, се нарекува **фотосинтеза**. Се смета дека сите органски соединенија и целиот кислород, потекнуваат од фотосинтезата. Со исклучок на нуклеарната енергија, сите енергетски извори на современиот свет потекнуваат од фотосинтезата на постоечките растенија (како што се дрвото, и другите форми на биомаса), или од изумрени растенија (како се јагленот и нафтата). Постојат многу причини фотосинтезата да зазема клучно место во растителната физиологија.

Досегашните испитувања за фотосинтезата се засновани врз принципите и техничките достигнувања речиси во сите природни науки (физика, хемија, физичка хемија, математика), а на проучувањето на одделни појави во кругот на фотосинтезата, работат екипи од стручни лица од различни области. Успесите што се постигнати, особено во втората половина на XX век, бараат повторна ревизија на досега постигнатите резултати.

### 5.1 Историја на проучувањето на фотосинтезата

Почетокот на развојот на физиологијата на растенијата, како посебна научна област, во целост се совпаѓа со историјата на проучување на фотосинтезата. Истражувањата во процесот на фотосинтезата може да се поделат на три периоди.

#### **Прв период (1771-1850) *Први сознанија за размената на гасови помеѓу растенијата и надворешната средина***

Joseph Priestley (1733-1804) во 1771 година ги објавил резултатите од своите испитувања, кои покажуваат дека во затворен простор под стаклено своно свеќата се гаси, а животните се гушат од „фиксиралиот“ воздух. Воздухот може да се „поправи“ ако во стакленото своно се стави гранка од зелено растение. Jan Ingenhousz (1730-1799) во 1779 година покажал дека растенијата произведуваат „витален“ воздух, но само кога се на светлост, додека во мрак, исто како и животните, го расипуваат воздухот. Во 1782 година Jean Senebier (1742-1809) утврдил дека растенијата апсорбираат „фиксиран“ воздух, сразмерно со производството на „витален воздух“. Набргу потоа „фиксиралиот и виталниот“ воздух се идентификувани како  $\text{CO}_2$ , и  $\text{O}_2$ . Со тоа е откриена фотосинтетската размена на гасовите, што и денес е наједноставниот показател на овој процес.

Во 1804 година Nikolaus Théodore de Saussure (1767-1895) го објавил квантитативниот однос помеѓу усвоениот  $\text{CO}_2$ , од една и произведениот  $\text{O}_2$  и сувата тежина, од друга страна. Констатирано е дека количината на издвоениот кислород е еднаква на количината на примениот јаглен диоксид. Заради зголемената тежина на растението, de Saussure заклучил дека во изградбата на растителното тело мора да учествува и водата, што во неговиот експеримент, покрај гасовите, била единствен материјал достапен за растението. Неговиот посебен придонес е во тоа што укажува на значењето на водата во процесот на

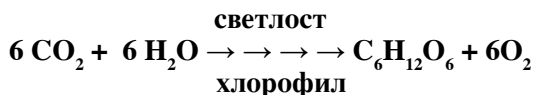
фотосинтеза, но со погрешна констатација дека издвоениот кислород потекнува од  $\text{CO}_2$ , а не од  $\text{H}_2\text{O}$ . Така, пред околу 200 години се открило дека растенијата растат благодарение на  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , и на една мала количина минерални материи кои ги примаат од почвата.

Во 1817 година, Joseph Pelletier (1795-1877) и Bienaime Caventou (1795-1887) изолирале зелен пигмент од листот кој го нарекле **хлорофил**. Robert Mayer (1814-1878) во 1845 година го формулирал законот за конверзија на енергијата. Со примената на овој закон е објаснето дека растенијата апсорбираат еден вид енергија - светлосна, која потоа ја претвораат во друг вид - хемиска енергија, која е врзана во продуктите на фотосинтезата.

### Втор период (1850-1990) Продукти на фотосинтезата

Во втората половина на XIX век, влијание имале и експериментите на Julius von Sachs (1832-1897), каде е докажано дека главни продукти на фотосинтезата се јаглени хидрати, посебно скробот. Sachs, преку листот кој е изложен на светлост, го заштитил со изрежани фигури, а потоа со помош на реагенси за скроб (јод-калиум-јодид) покажал дека скробот се јавува само на осветлените делови од листот. Подоцна е докажано дека зелената боја, хлорофилот, се наоѓа не само во посебни клетки, туку и во посебни органели, кои се наречени **хлоропласти**. George Engelmann (1809-1884) во 1880 година, на интересен начин докажал дека кислородот се ослободува само во хлоропластите. Користел микроскопски препарат, во кој ставил дел од кончести алги *Spirogyra* и капка од култура со аеробни бактерии. *Spirogyra* има спирално свиен хлоропласт, а бактериите се аеробни и активно се движат кон местото со вишок на концентриран кислород. Кога микроскопскиот материјал ќе се осветли, бактериите се натрупуваат околу хлоропластите затоа што тој испушта кислород.

Првите опити за фотосинтезата се можеби премногу едноставни и елементарни. Сепак, тие претставуваат пионери во изучувањето на овој процес и се појдовна основа за многу други физиолози. При крајот на XIX век е формулирана следната општа реакција за фотосинтеза.



Иако оваа равенка и денес се смета за точна, таа покажува само „влез“ и „излез“ од еден процес, и не може да се сфати буквално, т.е. дека од комбинација со јаглен диоксид и вода се добиваат шеќери. Наместо оваа реакциона шема, подобро е да се користи шема со истите односи, но се остава можност во блокот (црна кутија), каде што се одвива фотосинтезата, да се случуваат многу непознати и доста сложени процеси (Слика 5.1).



Слика 5.1 Фотосинтезата претставена како црна кутија, во која се одвиваат непознати сложени процеси

**Трет период (1900-1940)*****Поим за светла и темна фаза на фотосинтезата***

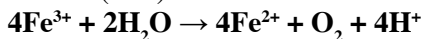
Понатамошните истражувања за фотосинтезата биле насочени кон проучување на факторите што учествуваат во процесот, т.е. концентрацијата на  $\text{CO}_2$  и интензитетот на светлоста. Така, F.F. Blackman (1866-1947) со соработниците, почнувајќи од 1905 година, извел низа опити во кои ја мерел фотосинтезата, со варирање на концентрацијата на  $\text{CO}_2$  при фиксиран интензитет на светлост, или со варирање на интензитетот на светлост при константна концентрација на  $\text{CO}_2$ . Подоцнежните експерименти се изведени така што е испитувано влијанието на температурата на интензитетот на фотосинтезата, во услови кога интензитетот на светлината и концентрацијата на  $\text{CO}_2$  се ограничени. Констатирано е дека процесот на фотосинтеза опфаќа две фази:

- **Фотохемиска фаза**, која зависи од светлината, а како и сите фотохемиски процеси, не зависи од температурата, и
- **Биохемиска фаза**, која зависи од  $\text{CO}_2$ , и како и сите ензимски процеси, зависи од температурата.

Со овие опити, за прв пат фотосинтезата била јасно расчленета на две фази, кои денес се нарекуваат уште **светла и темна фаза на фотосинтезата**. Во првата фаза влегуваат процесите кои директно зависат од светлината, а во другата процесите во кои учествува  $\text{CO}_2$ , а светлината е потребна како регулатор, но не како извор на енергија.

Во првата половина на XX век, значително влијание имале опитите што ги вршел С.В. Van Niel (1897-1985) во 1931 година, изучувајќи ги зелените и црвените сулфурни бактерии. Пред неговите опити не било јасно потеклото на кислородот што се ослободува во фотосинтезата. Се сметало дека  $\text{O}_2$  потекнува од  $\text{CO}_2$ , што значи дека  $\text{CO}_2$  се разложува во јаглен, врзувајќи се за водата, за да се добијат шеќери  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ . Van Niel е прв кој претпоставил дека кислородот не потекнува од  $\text{CO}_2$ , туку од водата.

Оваа е потврдено и од страна на Robin Hill (1899-1991), кој во 1937 година работел со изолирани хлоропласти и докажал дека хлоропластите ослободуваат  $\text{O}_2$  и во отсуство на  $\text{CO}_2$ . Hill успеал од зелени листови да изолира хлоропласти кои функционираше и надвор од клетката. Кога суспензијата од хлоропласти ќе се осветли, тие ослободуваат  $\text{O}_2$ , но само ако во растворот е додаден некој акцептор од електрони, како што е фери јонот  $(\text{Fe}^{3+})$ , кој притоа се редуцира во феро облик  $(\text{Fe}^{2+})$



Оваа **Хилова реакција** покажува дека хлоропластите се способни да ја изведуваат светлата фаза на фотосинтезата, независно од другите клеточни делови.

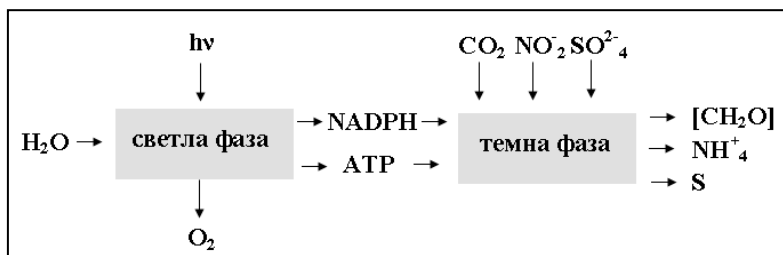
Неколку години подоцна, со користење изотопи на кислород  $^{18}\text{O}$ , S. Ruben (1913-1943) и M. Kamen (1913-2002) во 1941 година, покажале дека  $\text{O}_2$  е со потекло од водата, затоа што изотопниот состав на ослободениот  $\text{O}_2$  секогаш одговара на составот на водата, а не на оној од јаглеродниот диоксид. Со овие опити е утврдено дека со фотосинтезата доаѓа од фотолиза на водата, и дека  $\text{CO}_2$  е подложен на редукција со помош на протонот од водата, а од  $\text{OH}^-$  јонот се ослободува  $\text{O}_2$ .

### Резиме за досегашните сознанија за фотосинтезата

Достигнувањата во XX век, особено од педесеттите години до денес, забележаа огромен напредок, а притоа одлучувачко значење имаше примената на радиоизотопите, како и новите аналитички методи. Многуге откритија во биохемиските процеси во живите клетки придонесоа фотосинтезата да се идентификува како општ посредник, во широко распространетите метаболички процеси. Бидејќи е откриена улогата на дихидрогенезите врзани за NAD и NADP групите во оксидо-редуктивните процеси, покажано е дека соединението кое врши редукција во фотосинтезата, всушност, е NADPH, кое со протоните и електроните од водата дава NADPH (San Pietro, 1954). Како општ преносител на енергијата, идентификуван е аденозин трифосфатот (ATP). Откриено е и дека ова соединение е продукт на конверзија на светлосната енергија во хемиска (Arnon, D.I., 1955). По аналогија со другите процеси, градбата на ATP во фотосинтезата е наречена **фотосинтетичка фосфорилација**. Потврдено е дека фотосинтезата ја сочинуваат два процеси:

**Светлата фаза** - опфаќа оксидација на водата, редукција на NADP во NADPH, фосфорилација на ADP во ATP и ослободување на  $O_2$ .

**Темната фаза** - опфаќа редукција на  $CO_2$ ,  $-NO_2^-$  и  $-SO_3^{2-}$  и синтеза на јаглехидрати и на други органски соединенија.



Слика 5.2 Шема на светлата и темната фаза на фотосинтезата

### 5.2 Структура и хемиски состав на хлоропластите

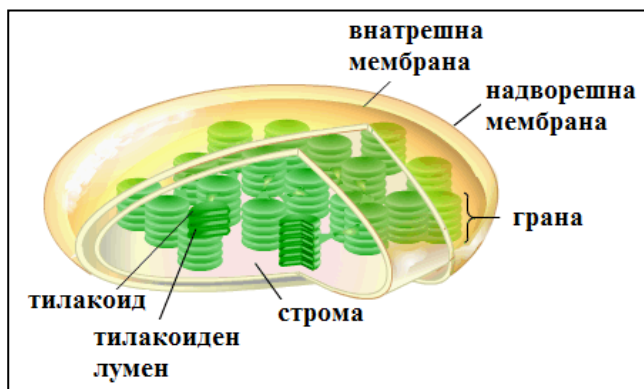
Сите организми што се способни да вршат фотосинтеза содржат посебни органели, или мембрански везикули, во кои се наоѓаат фотосинтетички пигменти. Фотосинтезата се изведува во **хлоропластите** кои го содржат пигментот **хлорофил**. Најголем број на овие органели се наоѓаат во парехимот на листовите (најмногу во палисадниот, а најмалку во сунѓерестиот паренхим), заради што листовите се главни органи во кои се извршува фотосинтезата.

Кај растенијата, хлоропластите се со овален облик, со должина 4-10  $\mu m$  и дебелина од 3-4  $\mu m$ . Бројот на хлоропластите во клетките многу варира, зависно од растителниот вид, типот на клетката и од други услови. Со примена на електронската микроскопија е откриено дека хлоропластите имаат многу сложена внатрешна градба што ги содржат следните делови:

- **Мембрана (двојна обвивка)**, која го одвојува хлоропластот од цитоплазмата;
- **Внатрешен мембрански систем**, каде и под оптички микроскоп се забележуваат зрнца со зелена боја со големина околу 0,4  $\mu m$ , наречени **грани**, и
- **Строма**, провидна течност со која е исполнет хлоропластот.



Хлоропластите се обвивени со две обвивки со дебелина од 6 nm, а помеѓу нив се наоѓа меѓумембрански простор, широк 10-20 nm. Се смета дека внатрешната мембрана е главен регулатор на транспортот помеѓу хлоропластите и цитоплазмата, додека надворешната е повеќе пропустлива. Хлоропластите содржат внатрешен мембрански систем, составен од многу сплескани мембрански везикули, кои личат на дискови и се наречени **тилакоиди** (*thylakos* = ќесе, вреќа, грчки). Внатрешноста на тилакоидот е наречен **лумен**. Тилакоидите се толку збиени што градат столб (сличен на столб од монети). Тие столбови се наречени **грани** (*granum* = зрно, латински), што можат да се видат под оптички микроскоп. Освен граналните, постојат и подолги, поединечни тилакоиди помеѓу соседните грани, кои се наречени **тилакоиди на строма**. Стромата е раствор на цитосолот, во кој се наоѓаат продуктите на фотосинтезата и многу метаболити, протеини кои имаат ензимска функција, како и нуклеинските киселини. Од продуктите на фотосинтезата видливи под микроскоп се **скробните зрна**.



Слика 5.3 Градба на хлоропласт

Како и структурата, така и хемискиот состав на хлоропластите е доста сложен и се состои од: белковини 20-50% од вкупната маса; липиди 20-23%; шеќери 3-7%; хлорофили 9%; минерални материи 6-9%. Во помали концентрации во стромата се среќаваат ДНК, РНК, цитохроми и витамините К и Е.

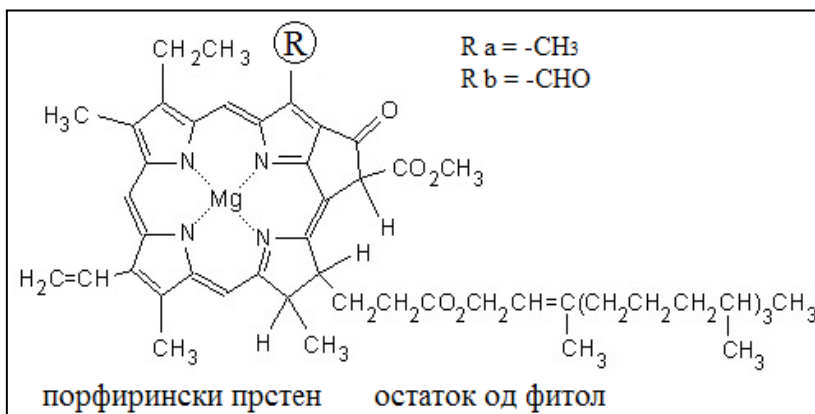
### 5.3 Фотосинтетски пигменти

Во сите фотохемиски процеси светлината може да биде активна само ако е апсорбирана. Светлината што се рефлектира или пропушта нема никаква фотохемиска активност. Светлината е составена од ситни честички кои се наречени **фотони**. Фотоните се честички кои предизвикуваат фотохемиска реакција. Енергијата што ја носи еден фотон се нарекува **квант**. Колку е помала брановата должина на светлината, толку е поголема нејзината енергијата, а со тоа се зголемува и фотохемиски активност на светлината. Фотосинтетската активна радијација речиси се поклопува со видливиот дел од спектарот (400-700nm). Фотосинтезата кај зелените растенија се одвива во граница од 390 до 750nm. Апсорпцијата на светлоста на одредени бранови должини ја вршат пигментите. Во фотосинтезата е утврдено учество на три групи пигменти: **хлорофили, каротеноиди и фикобилини**.



### 5.3.1 Хлорофили

Хлорофилите се зелени пигменти кои учествуваат во фотосинтезата. Се наоѓаат во тилакоидите на хлоропластите во паренхимските клетки во разни органи и ткива. Најголема е содржината на хлорофилот во листовите, но го има и во младите гранки, во стеблото, па дури понекогаш и во коренот, ако се развива на светлост. Постојат повеќе типови на **хлорофил: а, b, c, d и e**, но најголем дел од растенијата содржат хлорофил а  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$  и хлорофил b  $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ . Според хемиската структура, тоа се деривати на цикличниот **тетрапирол**, кои градат **порфириински прстен** и сродни се со порфириинските соединенија (Слика 5.4). Четирите прстени на приролот меѓу себе се поврзани со јаглеродни мостови, така што тие го формираат поголемиот прстен на порфириинот. Атомите на азотот од секој пиролов прстен се поврзани со атомот на **Mg**, кој се наоѓа во центарот на хлорофилот. Петтиот циклопентанонски прстен се формира дополнително и се закачува на третиот пиролов прстен. Хлорофилите а и b се есетри на дикарбоксилната киселина **хлорофиллин**, каде едниот водороден атом во едната карбоксилна група е заменет со метил алкохол ( $CH_3OH$ ), а другиот со остаток од алкохолот фитол ( $C_{20}H_{39}$ ).



Слика 5.4 Структурна формула на хлорофил а и b

Сите фотосинтетски организми (освен бактериите) содржат хлорофил **а**. Cyanophyta содржи само хлорофил **а**; Prochlorophyta, Euglenophyta, зелените алги (Chlorophyta) и вишите растенија - хлорофили **а** и **b**; црвените алги (Rhodophyta) содржат хлорофили **а** и **d**; а кафеавите алги (Chrysophyta, Pyrrophyta Phaeophyta) имаат хлорофили **а** и **c**. Сите фотосинтетски бактерии содржат бактериофил **а**.

### 5.3.2 Биосинтеза на хлорофил

Биосинтезата на хлорофилот се одвива на сличен начин како и синтезата на другите соединенија од типот на порфирини, како на пример, цитохромот, хемот, витаминот  $B_{12}$  и др. Тоа е доста сложен процес кој се состои од 5 етапи.

**I етапа - формирање на пиролов прстен од нискомолекуларни соединенија.** Почетно соединение во синтезата на хлорофилот е **5-аминолевулинската киселина (ALA)**, што може да се образува на два начина.

Првиот начин е со кондензација на сукцилил-СоА и аминокиселината глицин. Во вториот начин, застапен кај вишите растенија, мововите и модрозелените алги, 5-аминолевулинската киселина настанува од glutаминската киселина во C5 патот. Потоа, две молекули на левулинска киселина кондензираат во **порфобилиноген (РВА)**.

### II етапа - формирање на тетрапиролот

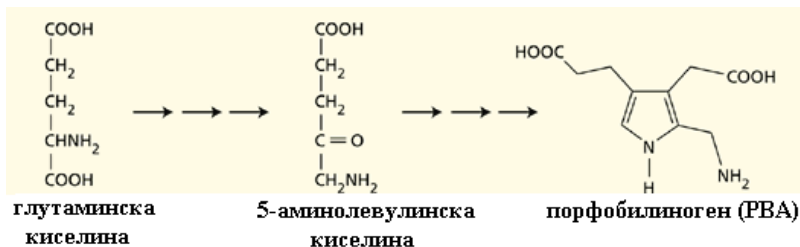
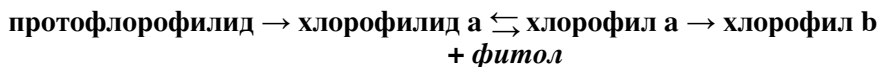
Во оваа фаза, од четири молекули на порфобилиноген, во неколку реакции настанува порфобилиноген IX.

**III етапа - формирање протохлорофилид а.** Следните реакции се насочени кон влегување на Mg во молекулата на порфобилиноген IX, со што настанува Mg-протопорфирин IX, па Mg-протопорфирин-мономеретилестер, а потоа протохлорофилид а.

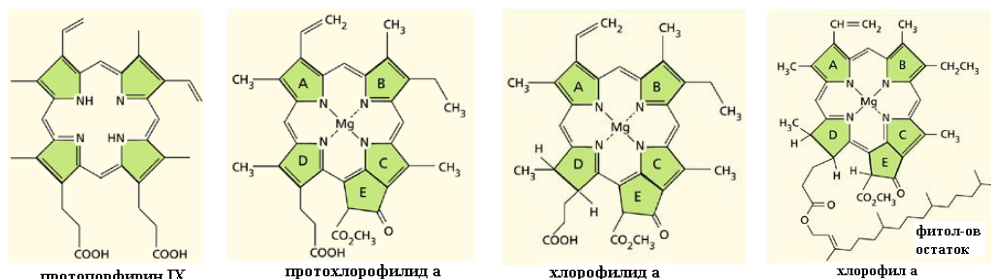
**IV етапа - редукција и формирање на хлорофилид а.** Со низа меѓупродукти во четвртата фаза од биосинтезата на хлорофилот, од протохлорофилидот а се создава хлорофилид а.

**V етапа - формирање на хлорофил а.** Во последната фаза настанува формирање на фитол естер на хлорофилидот, со што се добива хлорофил а. Со оксидација на хлорофил а се добива хлорофил b, и тоа на следниот начин:

### хлорофилаза



Слика 5.5 Формирање на пирилов прстен (I етапа)



Слика 5.6. Клучни соединенија во синтезата на хлорофилот (II, III, IV и V етапа)

Хлорофилот во хлоропластите не е во слободна состојба, туку е врзан за белковините, градејќи хлорофил-протеински комплекс. Структурната разлика помеѓу хлорофил а и хлорофил b е мала, но во апсорпцијата на светлината постои извесна разлика. Растворот на хлорофилот а во етер е синозелено, а на

хлорофилот b е жолтозелен. Хлорофилот a покажува максимална апсорпција во повисоките бранови должини на црвениот дел од спектарот, а хлорофилот b на виолетовосиниот дел од спектарот.

На синтезата на хлорофилот влијаат многу фактори, **надворешни и внатрешни**.

Од **надворешните фактори** на синтезата на хлорофилот најголемо, влијание има светлината. Ако етиолирани растенија се изложат на светлина, многу брзо позеленуваат, што значи дека синтезата на хлорофилот се одвива на светлина. Во некои алги и кониферали, синтезата на хлорофилот може да се одвива и во потполн мрак. При овие реакции, трансформацијата на протохлорофилд во хлорофил се врши ензимски, чија што активација не зависи од светлината. Светлината влијае врз биосинтезата на хлорофилот со својот интензитет и квалитет. Интензитетот на осветлувањето е најголем при црвенета, па сината, а најмал при зелената светлина.

Како и за другите физиолошки процеси, така и за синтезата на хлорофилот, значаен надворешен фактор е температурата. Клучните температурни точки за синтезата на хлорофилот се различни за различни растенија. Генерално, синтезата на хлорофилот се одвива и на температури од 1 - 2 °C, максималната температура е околу 40 °C, а оптималната околу 25 °C.

На синтезата на хлорофилот влијаат и одредени елементи, посебно оние кои влегуваат во неговиот состав, како што се магнезиумот и азотот. Нивниот недостаток ја намалува синтезата на хлорофилот, така што губењето на зелената боја е еден од симптомите на недостаток на N и Mg, а често и на другите елементи, што директно или индиректно влијаат врз синтезата на хлорофилот (железо и др.).

И други надворешни, т.е. еколошки фактори влијаат врз синтезата на хлорофилот, како што се концентрацијата на кислородот, влажноста на земјата и воздухот, а и загаденоста на средината, посебно со SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>, можат битно да влијаат на концентрацијата на хлорофилот.

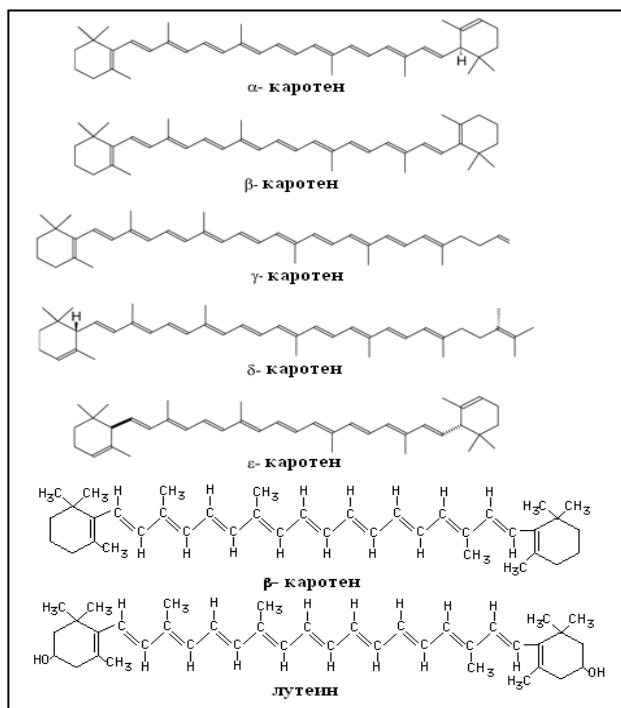
Од **внатрешните фактори**, најголемо влијание имаат ботаничката припадност, староста, здравствената состојба и др. Утврдено е дека помеѓу содржината на хлорофилот и продуктивноста на растенијата постои позитивна корелација. Во текот на животот содржината на хлорофилот се менува. Во пченицата, на пример, содржината на хлорофилот е најголема во фазата на класење до оплодувањето, потоа опаѓа. Физиолошките и паразитските заболувања можат, битно да влијаат врз синтезата и разградувањето на хлорофилот, а со тоа да влијаат на неговата содржина во растенијата.

### 5.3.3 Каротеноиди

Каротеноидите се група пигменти што се наоѓаат во хлоропластите и хромопластите. Во првиот случај, учествуваат во фотосинтезата, а во вториот ја даваат жолтата, портокаловата или црвената боја на цветовите, плодовите и другите делови од растението. Тие се многу распространети во растителниот свет и се наоѓаат не само во листовите, што е главно одлика за хлорофилите (со мали исклучоци), туку речиси во сите растителни органи. Досега во растенијата се пронајдени повеќе од 100 различни каротеноиди. Каротеноидите се делат на две групи:

- **каротени**, според хемискиот состав се јаглеводороди (C и H), најзастапени претставници се каротен, ликопен, невроспорен, фитофлуен и фитоен;
- **ксантофили**, покрај јаглерод и водород, содржат и кислород (C, H и O). Најзастапени претставници се виолаксантин, зеаксантин, фукоксантин, лутеин, неоксантин, криптоксантин, капсантин, рубиксантин, родоксантин и атаксантин.

Во листовите се најмногу застапени  $\alpha$  и  $\beta$ -каротенот. Во подземните органи на шеќерната репка, во морковот и слаткиот компир преовладува  $\beta$ -каротенот, помалку  $\alpha$ -каротенот, а во плодовите се присутни уште ликопин, липоксантин, рубиксантин, капсантин и др. Најважен извор на каротеноиди е коренот на морковот, кој изобиљува со  $\beta$ -каротен, а во помали количини содржи  $\alpha$  и  $\gamma$ -каротен, како и лутеин.



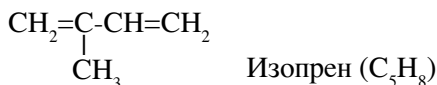
Слика 5.7 Структурни формули на некои каротеноиди

Збирните формули на некои каротеноиди се следните:

Каротен $\alpha$ , $\beta$ , $\gamma$	$C_{40}H_{56}$	мол. маса	536
Ликопин	$C_{40}H_{56}$	„	536
Криптоксантин	$C_{40}H_{56}O$	„	552
Лутеин	$C_{40}H_{56}O_2$	„	578
Зеаксантин	$C_{40}H_{56}O_2$	„	568
Родоксантин	$C_{40}H_{56}O_2$	„	562
Флавоксантин	$C_{40}H_{56}O_3$	„	584
Неоксантин	$C_{40}H_{56}O_3$	„	584
Виолаксантин	$C_{40}H_{56}O_4$	„	600

Некои каротеноиди имаат иста збирна формула, но битно се разликуваат според бројот на двојните врски, според структурните формули, па според тоа различно се однесуваат спрема апсорпцијата на светлината.

Каротеноидите се продукт на изопренот ( $C_5H_8$ ). Нивниот јаглероден синцир е изграден од осум изопренски единици.



Сите каротеноиди во природата, според својата структура се блиски и составуваат деривати на ист костур C-40 (фитоен), кој настанува со димеризација на две единици од C-20 **геранил-геранил-пирофосфат (GGPP)** кој содржи 20 C атоми.

Застапеноста на каротеноидите во одделни видови и органи е различна. Коренот на морковот содржи значителни количини  $\beta$ -каротен (провитамин А). Ликопенот е основна боја на домати, пиперките и др плодови. Најзастапени ксантофили во листовите се лутеин, неоксантин, виолаксантин и зеаксантин. Бојата на цветовите кај многу растенија, исто така, доаѓа од каротеноидите.

Каротеноидите ја апсорбираат светлината во синиот дел на видливиот спектар (од 422 до 491 nm), а дел и во зелениот (од 492 до 550 nm) каде што апсорпцијата на светлината од хлорофилот е релативно мала. Тие го прошируваат спектарот на апсорпција на фотосинтетичкиот апарат. Каротеноидите апсорбираат од 10 - 20% од вкупната сончева светлина што се прима од листовите.

Освен што каротеноидите се помошни пигменти на фотосинтетичкиот апарат, од агрономска гледна точка тие се значајни бидејќи влијаат на изгледот, а со тоа и на пазарната вредност на земјоделските и украсните растенија, во прв ред на овошјето, зеленчукот и цвеќето.

Табела 5.1 Застапеност на фотосинтетичките пигменти во растителниот свет

Организам	хлорофили					билипротеини				каротеноиди	
	a	b	c	d	e	Ba	Bc/d	Per	Pcy	Karo	Ksan
Виши растенија	+	+								+	+
Зелени алги	+	+								+	+
Мрки алги	+		+							+	+
Дијатомеи	+		+							+	(+)
Сино - зелени бактерии	+							+	+	+	+
Зелени сулфурни бак.						+	+			+	(+)
Пурпурни сулфурни бак.						+				+	+

Ba - бактериохлорофил а, Bc/d - бактериохлорофил с и d, Per - фикоеритрин, Pcy - фикоцијанин, Karo - Каротен, Ksan - Ксантофил, (+) - во трагови

### 5.3.4 Фикобилини

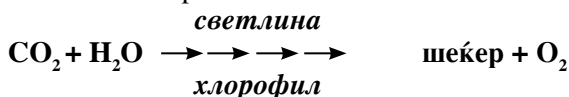
Оваа група пигменти се наоѓа само кај модрозелените и црвените алги. Тоа се пигменти растворливи во вода, а се состојат од протеин и простетична група, каде што **хромафорот** е носител на бојата. Протеинскиот дел на молекулот е

изграден од два пептидни синцира ( $\alpha$  и  $\beta$ ), со молекулска маса 19.000, односно 20.000 D. За протеинот ковалентно се врзани 1-2 молекули од хроματοфорот.

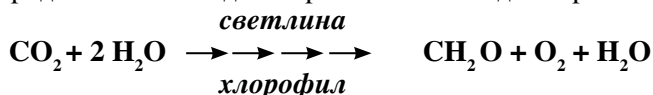
Хромафорите се **фикобилини**, соединенија со по 4 пиролови прстени поврзани во отворена низа, која настанува од протопорфиринот IX. Постојат повеќе видови на фикобилини. Најмногу се распространети **фикоцијаните** (синозелена боја), претежно кај *Cyanobacteria*, и **фикоеритрините** (црвена боја), кај *Rhodophyta*.

#### 5.4 Механизам и хемизам на фотосинтезата

Фотосинтезата е сложен процес, што со развојот на научната мисла сè подлабоко и подетално се истражувал (поглавје 5.1). Од самата дефиниција за фотосинтезата произлегува дека тоа е „биохемиско - физиолошки процес во кој светлосната енергија се користи за преобразба на јаглендиоксидот во шеќер” и може да се претстави со општата равенка:



Целокупниот ослободен кислород потекнува од водата, а од многубројните истражувања е утврдено дека прво настанува оксидација на водата, а потоа редукција на јаглеродот. Тоа може да се претстави со следната равенка:

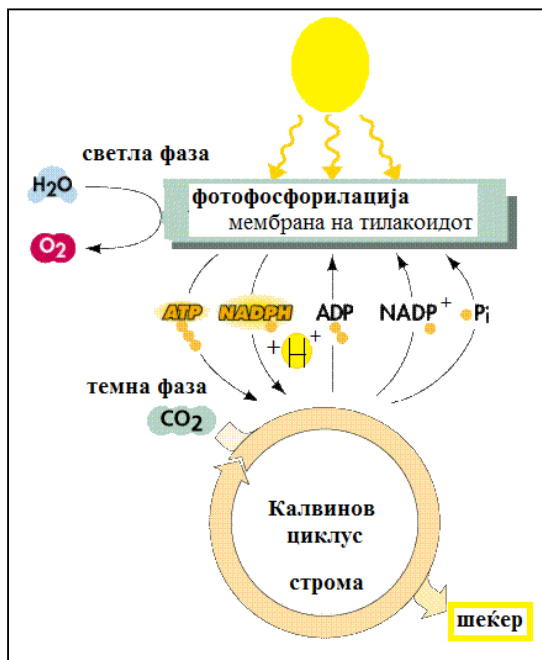


Врз основа на бројни истражувања, фотосинтезата условно може да се подели на две фази: светла и темна фаза.

**Светлата фаза** ги опфаќа етапите: апсорпција и миграција на светлосната енергија, фотолиза на водата, создавање на  $\text{O}_2$ , создавање на редукциски еквивалент NADPH и фотофосфорилација - синтеза на АТР. За оваа фаза е неопходна светлина, а се одвива на мембраната на тилакоидот.

**Темната фаза** опфаќа фиксација на  $\text{CO}_2$  и негова редукција со помош на NADPH и АТР, кои се создале во светлата фаза. За оваа фаза (Калвинов циклус) не е потребна светлина, а се одвива во стромата на хлоропластот.

Фотосинтезата претставува оксидо-редукциски процес, во кој водата се оксидира, а јаглендиоксидот се редуцира.



Слика 5.8 Шематска поврзаност на светлата и темната фаза на фотосинтезата

### 5.5 Светла фаза на фотосинтезата

Светлата фаза се одвива во тилакоидниот систем на хлоропластите и се состои од **фотофизички** и **фотохемиски реакции**.

**Фотофизичките** реакции опфаќаат апсорпција на светлосната енергија, екситација и деекситација на хлорофилниот молекул и пренос на енергијата по пигментниот систем до реакциските центри.

**Фотохемиските** реакции опфаќаат транспорт на електрони, фотолиза на водата и конзервирање на енергија со формирање примарни продукти на светлата фаза NADPH и ATP. Овие продукти се неопходни за одвивање на темната фаза на фотосинтезата, редукцијата на  $\text{CO}_2$ . Овде се одвиваат 3 главни процеси:

- Фотосинтетичка фосфорилација (синтеза на ATP);
- Фотолиза на водата (разложување на  $\text{H}_2\text{O}$ ), и
- Ослободување на кислородот во воздухот ( $\text{O}_2$  го напушта листот).

#### 5.5.1 Апсорпција на светлината

Видливата светлина е дел од електромагнетното зрачење што опфаќа бранова должина од 390-720 nm, што е видливо за човечкото око. Електромагнетското зрачење се карактеризира со бранова должина ( $\lambda$ ), фреквенција и енергија. Ако брановата должина е поголема (помала фреквенција), тогаш опаѓа енергијата што ја носи еден квант светлина (фотон). Електромагнетските зрачења можат да дејствуваат врз структурата на молекулите кои ги апсорбираат  $\gamma$ -зраците, X-зраците и кратките UV зраци, имаат висока енергија и влијаат на врските помеѓу честичките што ги градат атомите. Поради тоа, доаѓа до промени и распаѓање на органски материи што се изложени на овие зрачења. Зрачењата



со кратка бранова должина можат да предизвикаат промени во структурата на нуклеинските киселини и протеините кои се многу штетни за живите организми, а често дури и смртоносни. Меѓутоа, зраците од видливиот дел на спектарот немаат доволно енергија за да предизвикаат иверзибилно оштетување на органските соединенија. Овие зраци се апсорбираат во надворешната електронска обвивка на пигментите, во која влегуваат надворешните или **валентни електрони**.

Апсорпцијата на светлината ја вршат атомите или молекулите, поточно нивните електрони. Електроните се наоѓаат во различни орбити околу јадрото. Оние електрони што се најблиску до јадрото имаат релативно ниска енергија, додека оние што се поодалечени поседуваат повисока енергија. За да еден електрон што се наоѓа во состојба со ниска енергија (во внатрешните орбити) помине во состојба со повисока енергија (во надворешните орбити) тој електрон мора да прими точно определен квант на енергија. Кога фотонот, т.е. квантот (квант = енергија на фотонот) од светлината ќе падне на внатрешната орбита на атомот или молекулата, нивната енергија се зголемува. Таа енергија мора да е доволна за да го исфрли електронот што подалеку од јадрото кон надворешните орбити што се наоѓаат на поголемо енергетско ниво. Кога тоа ќе се случи, атомот е во **ексцитирана состојба** (возбудена состојба).

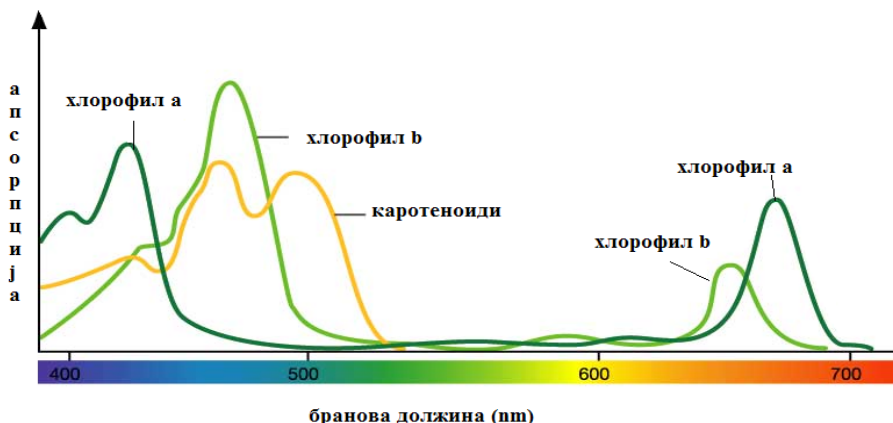
Ексцитираните молекули се многу нестабилни и се стремат да се вратат во својата првобитна стабилна состојба. За таквото враќање во почетната стабилна состојба мора да се ослободи примената енергија од фотонот. Дел од оваа енергија се ослободува во вид на светлина, а дел во вид на топлина.

**Деексцитација** (релаксација) претставува враќање на електроните во основната состојба при што апсорбираната енергија се ослободува во форма на топлина или како флуоресценција (Buchanna и сор., 2002).

Замолекуларната структура на хлорофилот (исите другивисокомолекуларни соединенија) е карактеристично присуството на бројни јадра што вибрираат или ротираат, така што ги делат електроните помеѓу себе, а со тоа се намалува бројот на молекуларните орбити. За такви високомолекуларни соединенија е потребно релативно малку енергија за ексцитирана состојба.

### 5.5.2 Апсорпциски спектри на пигментите

Сите хлорофили имаат две зони на апсорпција, едната е во синиот, а другата во црвениот дел од спектарот, но максималната апсорпција на брановата должина е различна. Така, на пример, хлорофилот **a** во етерски раствор апсорбира светлина на 430 и 663 nm, а хлорофилот **b** на 450 и 643 nm. Каротеноидите апсорбираат само во виолетовиот и синиот дел од спектарот и за нив е карактеристичен спектар со два или три врвови.  $\beta$ -каротенот има максимална апсорпција на 420 nm nm. Фукоксантинот (ксантофил кој се наоѓа кај кафеавите алги), апсорбира светлина во сино-зелениот дел од спектарот до 500 nm. Фикобилините апсорбираат светлина помеѓу зелениот и црвениот дел од спектарот и тоа фикоцијанот помеѓу 500 и 618 nm, а фикоеритринот од 450 до 576 nm. Поради тоа што сите фотосинтетски организми имаат повеќе од еден пигмент, јасно е дека вкупната апсорпција на листот или клетката кај алгите претставува збир од апсорпциите на сите присутни пигменти. Разновидноста на пигментските системи кај растенијата овозможува тие да искористат поголем дел од светлосното зрачење при фотосинтезата.



Слика 5.9 Апсорпциски спектри на некои фотосинтетски пигменти

### 5.5.3 Фотосистеми и пренесувачи на електрони

Сите процеси што се поттикнати од светлината се одвиваат во системот на фотосинтетските мембрани и затоа е неопходно познавањето на мембранската структура и организација. Главни составни делови во липидниот матрикс на тилакоидната мембрана се полипептидните комплекси за кои се врзани фотосинтетските пигменти, како и акцептори и донатори на електрони. Освен овие комплекси, постојат и асоцирани протеини на надворешната и внатрешната страна од тилакоидите, како и мали мобилни молекули, што одржуваат врска помеѓу крупните неподвижни глобули. Сите фотосинтетски организми имаат 4 или 5 супрамолекулски комплекси, што се гледаат како глобули на тилакоидната мембрана. Тие се:

- Фотосистем I;
- Фотосистем II;
- Комплекс на цитохромите  $b_6f$  или  $bc_1$ ;
- Комплекс на протеини и пигменти кои апсорбираат светлина;
- Синтеза на аденозин трифосфат (реверзна АТРаза).

**Фотосистем I (PSI).** Збирот на протеини и пигменти, чии реакциски центар **P700** апсорбира светлина со бранова должина од 700 nm, се вика **фотосистем I** (PSI = Photosystem I). Неговата главна функција се состои во **редукција на фередоксинот** и **оксидација на пластоцијанинот**. Фотосистемот I е сместен само во тилакоидите на стромата и во деловите на мембраните на граната кои се во контакт со стромата. Реакцискиот центар се состои од две молекули на хлорофил, а кои формираат димер и при асоцијација на светлина од 700 nm ја губат бојата (побелуваат).

**Фотосистемот II (PSII)** е комплекс чиј реакциски центар апсорбира светлина со максимална бранова должина од 680 nm и, поради тоа, се вика **P680**. Главната функција на PSII е **оксидација на водата** и **редукција на пластохиининот**. Фотосистемот II е сместен во деловите на тилакоидот кои се збиени во граните. Поради тоа, агралните тилакоиди кај C4 растенијата, како и сите други што имаат слабо развиена грана, содржат малку глобули PSII.

**Цитохромски комплекс  $b_6f$  и  $bc_1$ .** Сите фотосинтетски организми во тилакоидната мембрана имаат комплекс кој содржи два цитохрома  $b$ , еден цитохром од групата  $c$  и еден фери-сулфурен центар. Овој комплекс е многу сличен на комплексот  $b/c$  цитохроми од мембраната на митохондриите. Во хлоропластите, овој комплекс има функција да ги поврзе PSI и PSII, со тоа што го оксидира пластохиноинот, а го редуцира пластоцијанинот. Покрај тоа, овој комплекс ги пренесува протоните од надворешната на внатрешната страна од тилакоидот. Цитохромскиот комплекс е рамномерно распределен во сите мембрани во хлоропластот.

**Комплекс од протеини и пигменти што апсорбираат светлина (LHCII).** Во фотосистемот II, освен антена-пигменти, постои и еден посебен комплекс, познат како **комплекс II** или  $a/b$  антена пигменти со кратенката **LHCII** (=light harvesting complex II). Комплексот LHCII, освен протеини, содржи хлорофил  $a$  и  $b$ , но и ксантофили, кои учествуваат во апсорпцијата на светлината. Овој комплекс има три функции:

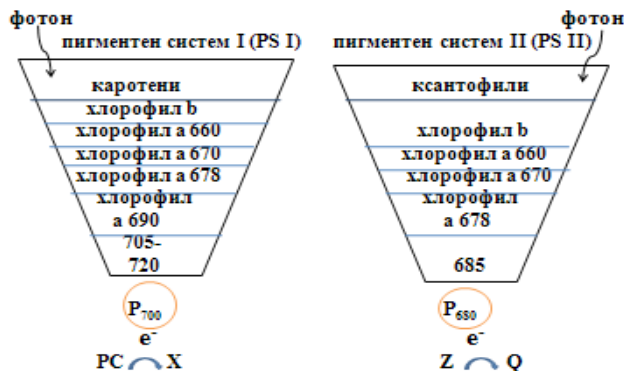
- Апсорпција на светлосната енергија што се користи при фотосинтеза;
- Контрола на распределбата на апсорбираната светлина помеѓу PSI и PSII;
- Придонес во атхезијата на тилакоидите во рамките на еден гранум.

Кај растенијата кои растат на слаба светлина, овој комплекс е многу добро развиен, при што придонесува за нивната адаптација за подобро искористување на светлината. Кај вишите растенија LHCII комплексот има 200-300, а кај некои алги и неколку илјади молекули на хлорофил на еден реакциски центар.

**Мобилни пренесувачи на електрони: фередоксин, пластохинони, пластоцијанин.** **Фередоксинот** е протеин со молекулска маса 7-12kD, кој содржи фери-сулфурен центар  $2Fe-2S$  (Arnon, 1988). Со помош на ензимот **фередоксин-NADP-редуктаза (FNR)**, фередоксинот во процесот на фотосинтезата го редуцира NADP, а може да го редуцира и пластохиноинот. Исто така, тој ги редуцира и неорганските акцептори на електроните: кислород, сулфат, нитрит, азот, водород, како и протеинот тиоредоксин. Фередоксинот е хидрофилен и се движи по стромалната страна на тилакоидната мембрана. Меѓу PSII и цитохромскиот комплекс се наоѓа група од околу 40 подвижни **пластохинони (PQ)**. Тие се хидрофобни, растворливи во липиди и се движат во латерален и вертикален правец низ липофилниот среден дел од мембраната.

Пластохиноинот (PQ) при редукција прима два електрона и два протона и преминува во пластохинол (PQH<sub>2</sub>). **Пластоцијанинот** е хидрофилен подвижен протеин кој ја одржува врската помеѓу комплексот цитохром  $b_6f$  и PSI. Пластоцијанинот содржи два атома на бакар и затоа има сина боја.

Хлорофилот има два максимума на апсорпција на светлината, еден е во црвениот а другиот е во синиот дел од спектарот што значи дека постојат две возбудени состојби. Врз основа на тоа во процесот на фотосинтезата постојат две **фотохемиски реакции**. Секоја фотохемиска реакција е поврзана со специфична група на пигменти за примање на светлината во пигментен систем I (PSI) и пигментен систем II (PSII).



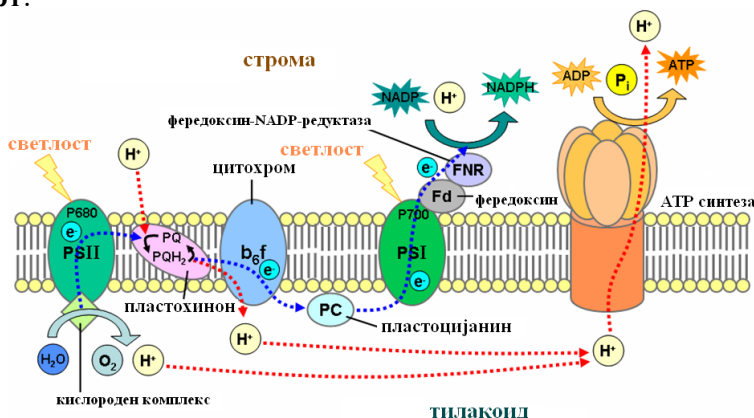
Слика 5.10 Состав на пигментите во фотосистемот I и II кај вишите растенија

#### 5.5.4. Транспорт на електроните во процесот на фотосинтезата

Светлината што ја апсорбираат фотосинтетските пигменти овозможува хлорофилот во центарот на реакцијата да го изгуби својот електрон и да редуцира некое друго соединение. Притоа, во молекулот на хлорофилот се формира електронска празнина, која се пополнува со одземање на електрон од некое друго соединение, кое има способност да го испушти електронот. *Кај зелените растенија почетен донатор на електроните е водата, а краен акцептор е  $CO_2$ .* Од водата до  $CO_2$ , електроните се пренесуваат низ повеќе пренесувачи, кои градат **електрон-транспортен синџир**. Според тоа, во светлата фаза од фотосинтезата се одвиваат повеќе оксидо-редукциски реакции, за кои важат правилата на редокс системите.

Енергијата која доаѓа од фотохемиските активни молекули на хлорофилот, доведува до нивна оксидација и до предавање на електроните од фотосистемот I и II.

Процесот при што енергијата од сонцето оди во синтеза на АТФ се вика фотосинтетичка фосфорилација, или фотофосфорилација (светлосна енергија во хемиска). Во овој процес на фосфорилација се разликуваат три насоки на транспортот на електроните и тоа: **нецикличен, цикличен и псевдоцикличен транспорт**.



Слика 5.11 Транспорт на електрони - фотохемиски реакции на светлата фаза



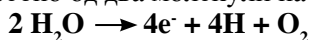
$b_6$ ,  $f$  и пластицијанинот. Процесот се одвива така што фотосистемот I е и донатор и акцептор на електрони. Од овој фотосистем ексцитираниот хлорофил испушта електрон, се прифаќа од недифиниран акцептор кој потоа го предава на феродоксинот, потоа на цитохроминот  $b_6$ ,  $f$  и пластоцијанинот, за потоа повторно да се врзе на местото каде бил во фотосистемот I.

Во наведениот циклус на електрони, на патот меѓу феридоксинот и цитохромот  $b_6$  и цитохромот  $f$ , се ослободува енергија од електронот. Таа енергија се акумулира за продукција на АТР, односно оди во фотофосфорилацијата. Во овој процес **се создава АТР, но не и  $O_2$ .  $ADP + H_3PO_4 + h\nu \rightarrow ATR + H_2O$ .**

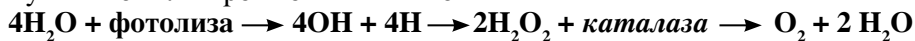
**Псевдоцикличен транспорт на електроните.** При посебни стресни услови, кога е активен нецикличниот транспорт, електроните од фередоксинот се пренесуваат на  $O_2$  наместо на NADP (Мелерова реакција), и на таков начин се добива супероксиден радикал. Во овој случај не може да се детектира ослободување на  $O_2$ . Овој процес е сличен на цикличниот транспорт и, бидејќи не се формира NADPH, се вика **псевдоцикличен транспорт** на електроните. Во услови на силна светлина, кога  $O_2$  постигнува висока концентрација во хлоропластот, тогаш сите пренесувачи на електрони се максимално редуцирани, а нивната повторна оксидација заостанува поради бавните биохемиски процеси. Во услови на суша, стомите се затворени, а концентрацијата на  $CO_2$  е намалена, но и NADPH не е во состојба да се врати во оксидирана форма. Всушност, при псевдоцикличниот транспорт на електроните се вклучува целиот линеарен електрон-транспортен синџир, а според тоа и пластохинонскиот циклус. Во таква состојба се обезбедува транспорт на протони од стромата во луменот на тилакоидите, а со тоа се создаваат услови за фотосинтетска фосфорилација, дури и во услови кога биохемиската реакција е прекината. Негативна последица на псевдоцикличниот транспорт на електрони е тоа што се врши редукција на  $O_2$  и се добива високореактивен супероксиден радикал ( $O_2^-$ ), кој мора да се отстрани пред да се оштетат хлоропластите. Единствена корист за растението од псевдоцикличната фосфорилација е тоа што се овозможува синтеза на АТР при неповолни услови. Бидејќи при овој процес се создаваат слободни кислородни радикали, станува дискутабилен неговиот корисен ефект, кој зависи од способноста на растението да го неутрализира токсичното дејство на кислородните радикали. Во псевдоцикличниот транспорт на електрони доаѓа до апсорпција на  $O_2$  и создавање на  $H_2O_2$ . Настанатиот  $H_2O_2$  е доста токсичен, заради што брзо се транспортира од хлоропластите. Синтезата на АТР која настанува во овој транспорт, се нарекува псевдоциклична фосфорилација.

### 5.5.5 Фотолиза на водата

Паралелно со процесите на транспорт на електроните, се одвива и процесот на фотооксидација на водата. Одвојувањето на кислородот од водата е една од најважните реакции во фотосинтезата. За образување на еден молекул на  $O_2$  е потребно од два молекули на вода да се одземат четири електрони.



Електроните што се одзеле од водата го пополнуваат испразнетото место на испуштениот електрон во пигментниот систем II.



Во овој комплексен процес, издвоениот  $H_2$  се приклучува на NADP како прв

процес, за да се издвои  $O_2$ . Овој процес го помагаат јони на Mn и Cl. Во случај на инхибирање на овој процес доаѓа до насобирање на водороден перооксид и др. соединенија. Овие соединенија се оксидирани како резултат на тоа што не се редуцира NADP и не се создава ATP. Факторите на фотолиза на водата ги открил Hill и затоа во литературата се среќава како **Хилова реакција**. Значи, Hill успеал да докаже дека издвојувањето на кислородот е во примарната фотохемиска реакција при дехидрогенизација на  $H_2O$ , и дека не потекнува од  $CO_2$ , како што се мислело порано.

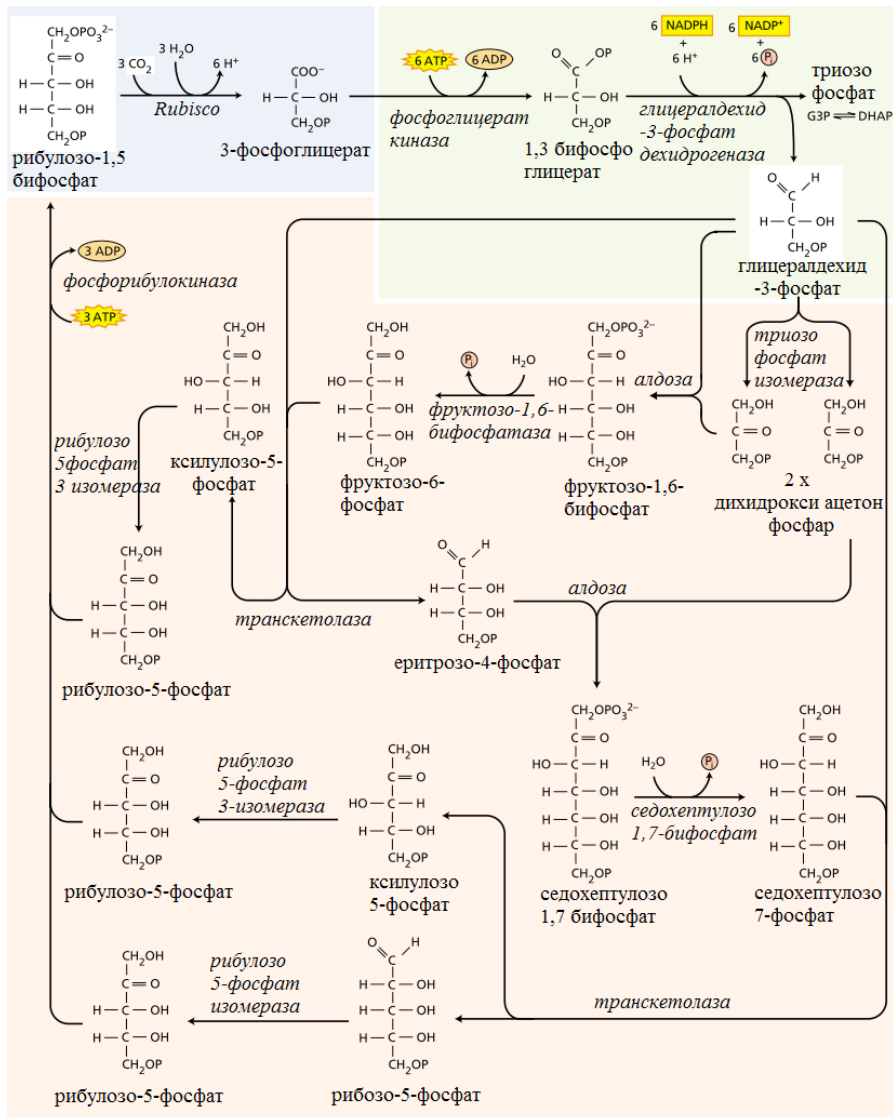
### 5.6 Темна фаза на фотосинтезата

Примањето и матаболитичкиот пат на  $CO_2$  до сложени соединенија е решен во педесетите години од XX век, благодарение на примената на радиоактивниот изотоп  $^{14}C$ . Голем придонес за овие истражувања има американскиот научник Melvin Calvin (1911-1997), кој во 1961 година за својата работа добива Нобелова награда за хемија. Според овој автор, патот на јаглеродот и неговиот метаболизам во темната фаза на фотосинтезата е наречен **Калвинов циклус**. Но, бидејќи во овие истражувања учествувале, покрај M. Calvin и други истражувачи, овој циклус се нарекува **редукциски пентозофосфатен пат** или **фотосинтетски циклус на јаглеродот**.

Патот на  $CO_2$  во Калвиновиот циклус има цикличен тек и е сличен на директната оксидација на гликозата, само што тече во спротивна насока (Слика 5.13). Метаболизмот на  $CO_2$ , всушност, е негова карбоксилација во органски материи. Постојат повеќе патишта на карбоксилација и некои од нив сè уште не се доволно разјаснети. Во зависност од завршните продукти кои се добиваат во фотосинтетскиот пат на јаглеродот, а тоа се C-3 и C-4 соединенија (соединенија со 3 и 4 атоми на C), темната фаза на фотосинтезата може да е **C-3 фотосинтеза** и **C-4 фотосинтеза**. Повеќето растенија ѝ припаѓаат на C-3 фотосинтезата, каде се вбројуваат растенијата од умерениот појас. Растенијата од тропските и суптропските предели имаат C-4 фотосинтеза, а тука спаѓаат пченката, шеќерната репка, сусамот просото и др. Во основа редукцискиот пентозофосфатен пат опфаќа три фази и тоа:

1. **Карбоксилација** (фиксација на  $CO_2$ ), каде доаѓа до примање на  $CO_2$  од акцепторот рибулосо-1,5-бифосфат (Ru-1,5-BP) и синтеза на две молекули на 3-фосфоглицеринска киселина (3PGA). При врзувањето на  $CO_2$  за Ru-1,5-BP учествува ензимот рибулосо-1,5-бифосфатна карбоксилаза-оксигенеза познат како **Rubisco**;
2. **Редукција на  $CO_2$** , каде во која PGA се редуцира до триозо фосфат ( $C_3$ );
3. **Регенерација** на акцепторот на  $CO_2$ , во која 5 молекули на триозо фосфатот се прераспоредуваат така за повторно да регенерираат три молекули акцептор за  $CO_2$  Ru-1,5-BP, ( $5C-3 \rightarrow 3C-5$ ). Во овој процес, од 3 молекули на  $CO_2$  што влегуваат во циклусот, едена молекула на триозо фосфат ( $C_3$ ) се вградува во продуктот скроб, сахароза и другите продукти на фотосинтезата (процес познат како **автокатализа**).





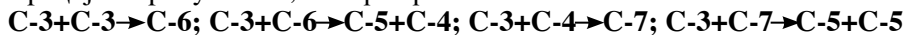
Слика 5.13 Шема на редукцијскиот пентозофосфатен пат, Calvin-овиот циклус

### 5.6.1 Редукција на CO<sub>2</sub> кај C-3 растенија, C-3 фотосинтеза

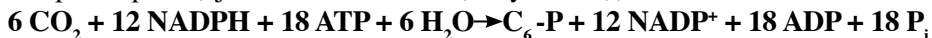
Првиот процес, **карбоксилацијата**, опфаќа вградување (фиксација или асимилација) на CO<sub>2</sub> во органски молекули. Акцептор на CO<sub>2</sub> е Ru-1,5-BP, а како продукт од реакцијата настануваат две молекули на 3-фосфоглицеринска киселина. 3PGA е соединение со C-3 атоми, по што овој пат се нарекува C-3 пат, или C-3 фотосинтеза.

Во фазата на **редукција**, PGA трпи промени каде учествуваат продуктите од светлата фаза на фотосинтезата, а тоа се NADPH+H<sup>+</sup> и ATP. Настанува фосфорилација на PGA. Дифосфоглицеринската киселина се карбоксира и се добива фосфоглицерински алдехид.

За да може Калвиновиот циклус континуирано да се изведува, потребно е почетното соединение, акцепторот на  $\text{CO}_2$ , рибулоза-1,5-бифосфат, постојано да се обновува. Затоа, во фазата на **регенерација** од почетни 6 молекули на  $\text{CO}_2$  се добива еден молекул на хексоза-монофосфат ( $\text{C}_6\text{-P}$ ). Тие овозможуваат создавање 12 молекули на триозофосфат ( $\text{C}_3\text{-P}$ ), од кои со спојување на два настанува хексоза-монофосфат, а другите триозофосфат се користат за регенерација на рибулоза-1,5- бифосфатот.



Збирната реакција на Калвиновиот циклус е следната:



Во овој циклус, одредени продукти, како што се триозофосфатите, се користат за синтеза на други продукти, **автокатализа**, кои со општо име се нарекуваат продукти на фотосинтезата. Од 6 молекули на PGA, 5 се искористуваат за регенерација, односно за создавање на рибулоза-1,5-бифосфатот, а само еден се користи како нето продукт во форма на триозофосфат ( $\text{C-3}$ ).

### 5.6.2 Редукција на $\text{CO}_2$ кај C-4 растенијата, C-4 фотосинтеза

Во истражувањата направени во седумдесеттите години од XX век е откриено дека кај некои растителни видови, како продукт на фиксацијата на  $^{14}\text{CO}_2$  не се јавува PGA, туку **малатот** и **аспаратот**, соединенија со C-4 атоми. Растенијата со ваков начин на карбоксилација се наречени C-4 растенија, а фотосинтезата кај овие растенија C-4 фотосинтеза. Податоците за алтернативниот пат на  $\text{CO}_2$  во фотосинтезата го истражувале австралиските научници M.P. Hatch и C.R. Slack. Во своите четиригодишни истражувања, во 1966 година, дошле до значајно сознание, а тоа дека примарната карбоксилација се врши во мезофилните клетки во цитоплазмата, и како први продукти се јавуваат малатот и аспаратот (кај трската и шеќерната репка). Подоцна е утврдено дека на малатот и аспаратот им претходи оксалоцетната киселина (оксалатот). Ослободениот кислород се вклучува во Калвиновиот циклус, кој се одвива во хлоропластите, а пируватот од овие клетки се транспортира во мезофилните клетки и служи како прекурсор за ресинтеза на акцепторот на  $\text{CO}_2$ . Овој пат е наречен **Hatch-Slack-ов пат на фотосинтеза**.

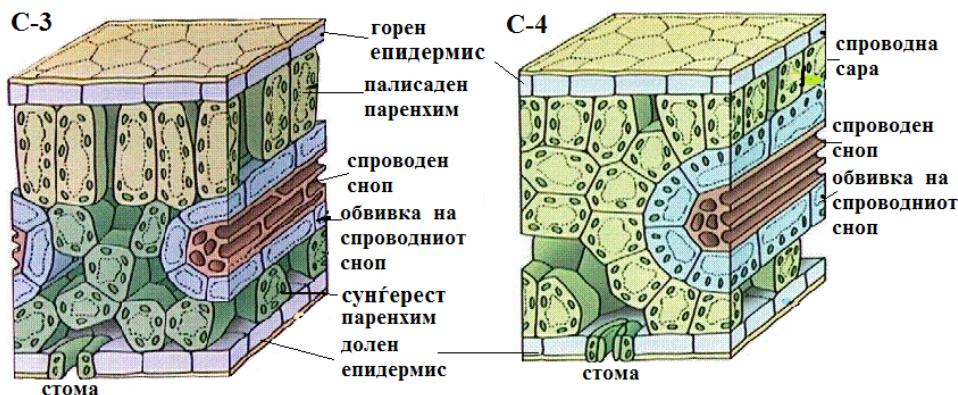
Меѓутоа, овој пат е само алтернативен и тој постои, но секогаш треба да се разбере како заедничко одвивање со Калвиновиот циклус.

C-4 растенијата се разликуваат од C-3 растенија не само по хемизмот на  $\text{CO}_2$  во фотосинтезата, туку и по други физиолошки особини.

Спроводните снопчиња во листовите на C-4 растенијата, за разлика од оние на C-3 растенијата се обвивени во облик на венец со големи паренхимски клетки (спроводна сара), во која кај малатниот тип се наоѓаат аграуларни хлоропласти со големи скробни зрна. Овој венец од паренхимски клетки е опкружен со еден или повеќе радијално поставени мезофилни клетки кои спирално ги обвиткуваат спроводните сопчиња и околу нив градат **сара на спроводни снопчиња**.

Овие клетки биле наречени „**Kranz**“ клетки што на германски значи венец. Утврдено е дека сите растенија кои имаат „Kranz“ припаѓаат на C-4 растенијата (Слика 5.14). „Kranz“ клетки се наоѓаат околу сите, па и околу најмалите спроводни снопчиња. Со примена на  $^{14}\text{CO}_2$  е утврдено дека фотосинтезата во клетките кои го опкружуваат спроводното снопче е поинтензивна од клетките

во мезофилот. Врз основа на тоа е заклучено дека клетките на мезофилот имаат улога на доставувач на  $\text{CO}_2$  за клетките што ги опкружуваат спроводните снопиња. Фиксацијата на  $\text{CO}_2$  клетките во С-4 растенијата се одвива во клетките од мезофилот каде што со помош на фосфоенолпируватот-карбоксилаза се врши карбоксилација на фосфоенолпируватот при што настанува оксалацетат. Оксалатот потоа се претвора во малат, по што овој тип е наречен **малатен тип С-4 растенијата**.



Слика 5.14. Пресек на лист на С-3 и С-4 растение

Покрај опишаниот малатен тип, постои и **аспартатен тип на С-4 растенија**. Во аспартатниот тип, улогата на малатот ја презема аспартатот.

С-4 тип на асимилација на  $\text{CO}_2$  е резултат на приспособување на растенијата на одредени климатски услови, пред сè на висока температура и обилна осветленост. Благодарение на ваквата приспособеност, С-4 растенијата во тропски и суптропски услови имаат многу голема нето продуктивност на фотосинтезата. Нето продуктивноста на органската материја е поголема кај С-4 растенијата. С-4 растенијата трошат поголема количина енергија за фиксација на  $\text{CO}_2$ , отколку кај С-3 растенијата. С-4 во однос на С-3 растенијата подобро ја искористуваат водата и имаат понизок транспирациски коефициент. С-3 растенијата заради интензивната транспирација, посебно во средината на денот во летните месеци, кога температурата е висока, ги затвораат стомите, со што се влошуваат условите за снабдување со  $\text{CO}_2$ .

Табела 5.2 Некои карактеристични разлики меѓу С-3 и С-4 растенијата

Физиолошки показатели	С-3	С-4
Примарни продукти од фиксацијата на $\text{CO}_2$	киселини со 3C атоми фосфоглицерат	киселини со 4C атоми малат аспартат оксалат
Максимален интензитет на нето фотосинтеза ( $\text{CO}_2$ , $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )	15-14	40-80
Нето продуктивност на фотосинтеза ( $\text{g}$ сува маса $\cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{ден}$ )	0.5-2	4-5
$\text{CO}_2$ компензациска точка, $\text{ppm CO}_2$	30-60	0-10
Искористување на светлината (%)	<1-3	>5

Праг на заситеност на фото-синтетичкиот апарат со светлина	од 25 до 50% од пот-полното осветлување	практично и не постои
Потреба од АТР при асимилација на $\text{CO}_2$ ( $\text{mol ATP} \cdot \text{mol CO}_2^{-1}$ )	3	5
Температура на фотосинтезата $^{\circ}\text{C}$	10-15 оптимална	30-47 оптимална
Активност на карбоанхидразата	висока	ниска
Фотореспирација (лист)	активна	минимална
Структура на хлоропластите	грануларна	грануларна и агрегуларна
Количински однос на хлорофил a:b	0.35	0.25
Транспирациски коефициент ( $\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{g сува материја}^{-1}$ )	450-950	250-350
Годишна продукција на сува маса ( $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$ )	10-20	30-40

### 5.6.3 Редукција на $\text{CO}_2$ кај САМ растенијата

Сукулентите во прв ред Crassulaceae, многу халофити и многу претставници од фамилиите Liliaceae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Agavaceae и Bromeliaceae, имаат специфичен пат на врзување на  $\text{CO}_2$ , што се нарекува **САМ пат (Crassulaceae Acid Metabolism)**, или **сукулентен метаболизам на киселини**. Ананасот е економски најважен претставник од сукулентните растенија.

Кај сукулентите, за кои е својствен САМ патот на врзување на  $\text{CO}_2$ , во текот на ноќта се насобираат органски киселини, поради што рН вредноста во клеточниот сок на зелените ткива се намалува на околу 3,8, а во текот на денот, кога органските киселини се разложуваат се зголемува на 5,6. До ваква ритмичка промена на рН вредноста доаѓа како последица на насобирање на малат во вакуолата. Кај некои видови може да дојде до собирање и на цитрат и изоцитрат.

САМ патот на асимилација на  $\text{CO}_2$  претставува прилагодување на метаболизмот на растенијата на екстремно суви краеве со високи дневни и ниски ноќни температури. Стомите на овие растенија преку денот се затворени, за да се спречи губењето на водата, заради што, пак, во текот на денот не можат да примаат  $\text{CO}_2$ . Во текот на ноќта, кога температурата е ниска, а со тоа е поголема релативната влажност на воздухот, стомите се отвораат и се прима  $\text{CO}_2$  од атмосферата. Применото количество на  $\text{CO}_2$  во текот на ноќта преминува во малат и се насобира во вакуолата. Во текот на денот кога стомите се затворени, ослободениот  $\text{CO}_2$  од декарбоксилацијата на малатот, се вклучува во Калвиновиот циклус. Јаглеродот од обележаниот  $^{14}\text{C}$  малат, што настанува во текот на ноќта, во текот на денот речиси целосно се појавува во скробот. Бидејќи во текот на денот стомите се затворени, престанува примањето на  $\text{CO}_2$ , а со тоа и синтезата на малатот престанува, неговата концентрација во клетката се намалува. Во текот на ноќта повторно почнува фиксацијата на  $\text{CO}_2$ , истовремено скробот се разложува и по патот на глуколиза доаѓа до создавање на примарниот акцептор на  $\text{CO}_2$  фосфоенолпируватот. Со тоа, циклусот е заокружен и се создадени услови за повторна фиксација на  $\text{CO}_2$ . САМ-растенијата претежно се застапени во аридните краеве, имаат метаморфозирани

листови со мала површина и ниска транспирација. Покажуваат посебни анатомски карактеристики, големи мезофилни клетки во листот отколку кај С-3 и С-4 растенијата, со релативно големи вакуоли каде се насобира малат. Ако САМ растенијата добро се обезбедени со вода, стомите се отвораат и во текот на денот. Тогаш примарен акцептор за атмосферскиот  $\text{CO}_2$  е рибулоза-1,5-бифосфат.

Врзувањето на  $\text{CO}_2$  кај САМ и С-4 растенијата е слично. Разликата е во тоа што кај С-4 растенијата, примарното врзување на  $\text{CO}_2$  и неговото примање во Калвиновиот циклус просторно е разделено (клетки на мезофилот / клетки на обвивката на спроводните снопови, „Kranz” клетките), а кај САМ растенијата временски ден / ноќ).

#### 5.6.4 Фотореспирација, С-2 фотореспираторен циклус

Фотореспирацијата е процес што ја следи фотосинтезата кај поголем број растенија. Овој процес се одвива во присуство на светлина, но притоа се ослободува  $\text{CO}_2$ , а се користи  $\text{O}_2$ , исто како и во процесот на дишење. Фотореспирацијата од биохемиски аспект нема ништо заедничко со дишењето, но е поврзана со фотосинтезата. Фотореспирацијата се базира врз метаболизмот од гликолната киселина (гликолат) и, поради тоа, се нарекува **С-2 фотореспираторен циклус**.

Во фотореспирацијата сукцесивно учествуваат три клеточни органели: хлоропласти, пероксизоми и митохондрии, а се подразбира и цитоплазмата која ги опкружува. Овој процес се состои од повеќе сегменти:

- Оксидација на Ru-1,5-BP и формирање на 3-фосфоглицерат и фосфогликолат во хлоропластот. За разлика од фотосинтезата, кога се создаваат 2 молекули PGA, во фотореспирацијата има продукција на една С-3 и една С-2 молекула - фосфогликолат;
- Оксидација на гликолатот и синтеза на глицин во пероксизомот;
- Конверзија на глицинот во серин во митохондријата;
- Регенерација на 3- PGA во соработка со сите три органели.

#### 5.6.5 Синтеза на сахароза во цитоплазмата

Синтезата на сахарозата се одвива само во цитоплазмата од мезофилните клетки, а не во хлоропластите. Во цитоплазмата триозофосфатот, што излегува од хлоропластот, се вклучува во процесот глуколиза или глуконеогенеза. Глуколизата ги оксидира триозите, а при глуконеогенеза се создаваат олигосахариди и други јаглехидрати. Сахарозата е најважен дисахарид, што се создава во цитоплазмата на фотосинтетските клетки. Оттука, таа е подготвена за транспорт преку флоемот до сите други растителни делови.

#### 5.6.6 Синтеза на скроб во хлоропластите

Скробот се смета како краен продукт на фотосинтезата што се акумулира во хлоропластите во текот на денот, а се мобилизира во текот на ноќта. Акумулирањето на скробот значително варира, во зависност од растителниот вид, така што некои го акумулираат во големи количини (пченица), додека кај некои воопшто и не се јавува. При низок интензитет на светлина се акумулира многу малку, додека повисок интензитет на светлина го стимулира натрупувањето на скробот. Посебна регулаторна улога во формирањето на скробот има фосфорот.

Синтезата на скробот е стимулирана од ниски концентрации на фосфор, а високите концентрации го стимулираат неговото разградување. Почетната реакција во синтезата на скробот е слична со синтеза на сахарозата, т.е. дел од триозофосфатите подлежат на алдолна кондензација, формирајќи фруктоза-6-фосфат. Формираниот скроб на светлост, на темно се разложува. Можно е на светлина истовремено да дојде до синтеза и до разградба на скробот. Крајни продукти во разложувањето на скробот се триозофосфатите кои можат да се транспортираат до хлоропластите.

Сахарозата е главниот продукт што се транспортира од листовите во другите делови на растението. Скробот и сахарозата служат како основни материји за понатамошна синтеза на останатите соединенија во растителниот организам, како што се мастите, белковините и материите кои учествуваат во изградбата на клеточниот сид.

### 5.7 Показатели на фотосинтезата

Заради подобро разбирање на физиологијата на фотосинтезата, неопходно е да се споменат извесни показатели на овој процес.

**Интензитет (брзина) на фотосинтезата** претставува количина на примен  $\text{CO}_2$  на единица лисна површина во единица време ( $\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ).

**Фотосинтетска ефикасност** претставува однос помеѓу акумулираната и апсорбираната енергија (J или cal).

**Продуктивност на фотосинтезата** претставува количество на создадена органска материја на единица лисна површина за одредено време. Продуктивноста може да биде изразена и како биолошки принос, кој претставува вкупно создавање на органска материја за сите растителни органи ( $\text{g сува маса} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{ден}$ ).

**Коефициент на ефикасност на фотосинтезата** е однос меѓу чистата продуктивност на фотосинтезата и примениот  $\text{CO}_2$ .

**Коефициент на земјоделска ефикасност** претставува однос на количината на сувата органска материја во земјоделскиот дел на приносот и количината на вкупната органска материја.

**Коефициент на енергетска ефикасност на процесот на фотосинтезата** претставува однос меѓу количината на примениот  $\text{CO}_2$  на единица површина на посев и количината на енергија на сончевата радијација која посевот ја примил.

**Коефициент на енергетска ефикасност на формирање на приносот** е однос меѓу количината на хемиската енергија акумулирана во биолошкиот или земјоделскиот принос и количината на енергија од сончевата радијација која посевот ја примил.

**Компензациска точка на фотосинтезата** претставува интензитет на фотосинтеза кој е еднаков на интензитетот на дишење. Компензациската точка е оној интензитет на фотосинтезата кога количината на  $\text{CO}_2$  примен за фотосинтеза е еднаков на количината на издвоен  $\text{CO}_2$  во процесот на дишењето во тек на ист период, т.е. кога нето производството на  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2 = 0$  ( $\mu\text{mol кванти} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

**Нето фотосинтезата** ја изразува разликата меѓу интензитетот на фотосинтезата и интензитетот на дишењето.



## 5.8 Фактори што влијаат врз фотосинтезата

Интензитетот на фотосинтезата зависи од повеќе фактори. Како и кај другите физиолошки процеси, целта е да се утврди минимумот, максимумот и оптимумот за одредени фактори. Но, се покажало дека оптимумот за еден фактор битно ја менува зависноста од јачината на другите фактори. Оптималната концентрација на  $\text{CO}_2$  се менува со промената на интензитетот на светлината. Така, одредени фактори можат да влијаат депресивно и да не дозволат остварување на максималниот интензитет на фотосинтезата, а и да го спречат процесот. Затоа, факторите што влијаат врз фотосинтезата треба да се разгледуваат заедно со нивните меѓусебни ефекти. Најважни надворешни фактори што влијаат врз интензитетот на фотосинтезата се: **јаглерод диоксид, светлина, кислород, температура, вода и плодност на почвата.**

### 5.8.1 Јаглерод диоксид

Јаглерод диоксидот е основниот материјален супстрат во процесот на фотосинтезата. Содржината на  $\text{CO}_2$  во атмосферата е, главно, константна и е резултат на билансот помеѓу сите видови дишење, фотосинтетичките активности и мешањето на воздухот. Локалните промени на  $\text{CO}_2$  можат да се согледаат како резултат на различните чинители на индустриското загадување и на другите микроеколошки фактори.

Како што е познато, без  $\text{CO}_2$  нема фотосинтеза. Во атмосферата јаглеродот го има во мал процент, по волумен 0,03%, или 0,04% по тежина, што значи дека на секој  $\text{cm}^2$  земјишна површина се наоѓаат по 0,4 g  $\text{CO}_2$  или 0,11 g јаглерод.

$\text{CO}_2$  е тесно зависен и од светлината и температурата. Во принцип, ниска и многу висока концентрација на  $\text{CO}_2$  е негативна за фотосинтезата. Во затворен простор концентрација на  $\text{CO}_2$  достигнува и до 0,5%. Почвата и нејзиното одржување силно влијаат врз  $\text{CO}_2$ . Ако почвата е песклива, тогаш има помалку услови да се ослободува  $\text{CO}_2$ , за разлика од хумусната почва. Температурата позитивно влијае до одреден степен, потоа влијае негативно.

Тоа покажува дека малите варирања во содржината на  $\text{CO}_2$  можат битно да се одразат врз интензитетот на фотосинтезата во полски услови. Оптималната концентрација на  $\text{CO}_2$  за фотосинтезата (која во полски услови, не може никогаш да се постигне) се менува не само со промената на температурата, туку и со интензитетот на осветлувањето и многу други фактори. Ниските концентрации, како и многу високите (над 0,5%), негативно дејствуваат и доведуваат до прекинување на фотосинтезата.

Видот на почвата, исто така, има удел во формирањето на количеството  $\text{CO}_2$  во воздухот. Сиромашните почви (песок) со органски материи издвојуваат многу помало количество  $\text{CO}_2$ , отколку што се издвојува од една хумусна почва, каде што постои изразена микробиолошка активност. Шумските почви, богати со хумус (поради изобилство на опаднатите лисја), како и добро нагубрените обработливи површини, секогаш пообилно се снабдени со  $\text{CO}_2$  во основниот слој на воздухот, со што се постигнува поголем ефект на фотосинтезата.

За потребите на фотосинтезата, еден посев со пченка од 1ha, во текот на вегетацијата треба да асимилира 6,3 t  $\text{CO}_2$ , што се содржи во 21.000 t воздух, односно два пати повеќе, бидејќи растенијата не се секогаш во можност да го користат целиот  $\text{CO}_2$  во воздухот.



Ограничувачкото дејство на  $\text{CO}_2$ , покрај од физичките фактори, може да биде условено и со затворање на стомите. Преку кутикулата и епидермисот,  $\text{CO}_2$  навлегува само со стотиот дел, отколку преку отворот на стомите. Секое затворање на стомата оневозможува навлегување на  $\text{CO}_2$ , попречувајќи ја неговата асимилација.

Фиксацијата на  $\text{CO}_2$  многу зависи и од температурата. При повисока температура, фиксацијата на  $\text{CO}_2$  се засилува, но само до извесна мера, бидејќи на високи температури е констатиран спротивен ефект.

### **5.8.2 Светлина**

Меѓу множеството фактори во околната средина, кои на еден или на друг начин го менуваат интензитетот на фотосинтезата, светлината се јавува како главен фактор од кој зависи изведбата на фотосинтетскиот процес. Ако интензитетот на светлината е поголем од 10.000 lux (10.000-25.000 lux дневна светлина) тогаш е поволен за фотосинтезата кај голем број растенија. Не само интензитетот на светлината, туку пред сè аголот под кој паѓа светлината, може да се јави како фактор што ја намалува или зголемува фотосинтезата. Лисјата што се изложени на директно сончево осветлување, се побргу заситуваат и со помало количество светлина, отколку засенчените лисја (или лисја поставени под агол на светлосниот извор), на кои им е потребна подолготрајна и посилна светлина. Докажано е дека и должината на траењето на осветлувањето влијае врз продуктивноста на фотосинтезата. Така, на пример, патлицанот ја зголемува сувата материја пропорционално со времетраењето. Според режимот на осветлувањето, растенијата, во текот на својот живот, различно се прилагодуваат.

Во однос на адаптацијата кон светлината, растенијата се разликуваат по тоа што едни се развиваат при намалена дневна светлина (засенчување), а други се развиваат при полно дневно осветлување. Сенкољубивите растенија (скиофити) се адаптирани за живот кон послабо осветлување, а фотосинтезата се одвива при дифузно дневно осветлување, каков што постои на засенчените места. Светлољубивите растенија (хелиофити), високите вредности на фотосинтезата ги постигнуваат при најголемо дневно осветлување, какво што е на отворените и незасолнети места. Хелиофитите се карактеризираат со дебели, кожести лисја, груба кутикула и добро развиен, често повеќеслоен палисад. Наспроти нив, скиофитите имаат лисја со голема површина, тенка кутикула и палисад богат со хлоропласти, способен да асимилира и при најмало количество светлина. Лисјата на скиофитите се тенки, со ретка нерватура, што го прави листот неотпорен на директно сончево осветлување. Тогаш, не само што се прекратува асимилацијата, туку може целиот лист да претрпи тешки оштетувања, без можност за регенерација.

Во раните утрински часови, при нејасна дневна светлина, фотосинтезата може да почне и кога стомите не се отворени, т.е. и тогаш кога не дифундира  $\text{CO}_2$  од надворешната средина. До оваа појава доаѓа како резултат на  $\text{CO}_2$  насобран од дишењето во интерцелуларите на листот, што по навлегувањето во хлоропластите ќе се асимилира и биохемиски ќе се обработи. Во утринските часови, растението троши онолку  $\text{CO}_2$  колку што ќе се ослободи  $\text{O}_2$ , односно интензитетот на фотосинтезата е еднаков со интензитетот на дишењето. Тогаш

се постигнува рамнотежата меѓу процесите на фотосинтезата и дишењето, т.е. компензациската точка на фотосинтезата.

Фотосинтезата се прекинува и за време на максималното осветлување, доколку стомите се затворени или, пак, некој од другите фактори се јавува како лимитирачки (на пр. многу високи, односно ниски температури, недостиг на  $\text{CO}_2$  и вода и др.).

Лисјата што не го добиваат потребното количество светлина, имаат фотосинтеза, значително пониска од дишењето, што води кон трошење на органската материја. Таквите лисја брзо остаруваат, жолтеат и предвреме опаѓаат.

Оптималната лисна површина е во зависност од интензитетот на светлината годишното време и возраста на растението. Идеално културно растение е она коешто при рани сеидби, брзо развива лисна површина, потребна да се искористи не така силната сончева светлина. Максималната лисна површина би била во периодот на максимален интензитет на осветлување.

Регулацијата на лисната површина се постигнува со косидба и со посење, а со тоа се дава можност за развивање и поддржување на оптималната лисна површина, без вишок на затемнети нефункционални лисја.

### 5.8.3 Кислород

Иако кислородот е неопходен за опстанокот на човекот и животните, тој е штетен за растенијата.

Некои од штетните ефекти се следните:

- Кислородот може да инактивира одредени ензими, како што се нитрогрназа, NADP<sup>+</sup> глицералдехид и др;
- Кислородот предизвикува формирање на водороден пероксид;
- Предизвикува пероксидација на липидите и формирање на насцентен кислород во хлоропластите;
- Кислородот формира слободни радикали во хлоропластите.

За да се заштити растението од штетното дејство на кислородот, во текот на еволуцијата се случиле низа адаптивни механизми; појава на ензимски системи за отстранување на штетните радикали (пероксидаза, супероксид дисмутаза), па сè до анатомски прилагодувања каков што е случајот кај C-4 растенијата.

### 5.8.4 Температура

Животната активност на протоплазмата се одвива во еден релативно тесен дијапазон од 0°–35°C, што значи дека фотосинтезата е можна во приближно исти граници. Секако зголемување, односно снижување на температурата доведува до намалување, а на крајот и до прекинување на биосинтетската активност. И тука доаѓа до израз степенот на адаптацијата кон одредени температури, при што минимумот може да се помести над, односно под нулата. Растенијата од северното климатско подрачје, како и растенијата чиј живот се одвива во високите планини, успеваат да ја извршат фотосинтезата и на температура од 3 до -5°C, при што се постигнува позитивен биланс. Така, на пример, есенските жита во текот на зимата на T°C од -4°C имаат поинтензивна фотосинтеза од дишењето, со што се обезбедува пораст на растението. Игличките на борот и елата покажуваат позитивен биланс на фотосинтезата и на -5 до -7°C. Но, затоа пак, некои тропски растенија ја прекратуваат фотосинтезата веќе на +5°C.

Со порастот на температурата расте и интензитетот на фотосинтезата, за да го постигне својот оптимум на околу 30°C. Над оваа температура фотосинтезата уште малку се зголемува, а потоа остро опаѓа, за да престане сосема на температури повисоки од 40°C (за некои растенија и на 30°C). Причината за престанокот на фотосинтезата на високи температура треба да се бара во штетното влијание врз протоплазмата. Некои алги (цијанобактериите) успеваат да опстанат и во вода, чија температура е повисока од 40°C, што зборува за одредена адаптација на плазмените колоиди и можноста за изведување на фотосинтезата на невообичаено високи температури.

### **5.8.5 Вода**

Водата како еколошки фактор, покажува видно значење за фотосинтезата. Од содржината на водата во почвата и растението, зависи степенот на отвореност на стомите и тургесцентноста на ткивата и органите. Во многу случаи, фотосинтезата е пропорционална на степенот на отвореност на стомите, чија работа зависи од водниот режим. Дневните депресији на фотосинтезата, често се тесно поврзани со недостатокот на вода. Во испитувањата на Schneider и Childer 1941, покажано е дека при овенување на лисјата од јабољкото, фотосинтезата се намалува и до 15%. По востановување на потребниот воден режим, фотосинтезата се нормализира дури по 2-7 дена, а тоа зборува за настанатите структурни промени во фотосинтетскиот апарат.

### **5.8.6 Плодност на почвата и минерална исхрана**

Почвата, со својот хранлив режим и минерален потенцијал често се менува. Да спомнеме само дека хлорофилот, како актер на фотосинтезата, е составен од неколку хемиски елементи, меѓу кои се и азотот и магнезиумот. Овие два елемента се зависни од други фактори и процеси во почвената маса. Низа процеси во фотосинтезата се зависни од ферменти, а ферментите, пак, се зависни од некои минерални хемиски елементи застапени во почвата и во растенијата. Испитувањата покажале дека минералната исхрана влијае врз структурата и содржината на пигментите. Тоа се испитувањата вршени кај: домати, шеќерната репка, гравот, пченката и сл.

Дефицитот на азот во хлоропластите се манифестира со зголемено присуство на скробни зрна и пластоглобин, а содржината на сите пигменти е многу намалена. Во вакви хлоропласти се нарушува метаболизмот, а на листовите се појавува типична хлороза. Во научните испитувања се утврдени промените во пигментите хлорофил а и б и каротиноиди при дефицит на: N, P, K, Mg, Ca, S. На пример, кога фосфорот е во дефицит има нарушен тилокоиден систем, а неправилно е распоредена и содржина на скробните зрна итн.

### **5.9 Фотосинтеза и принос**

Фотосинтезата во природни услови е процес со променлива вредност. Во растителните органи, како резултат на фотосинтетската активност, се акумулираат резервни материи. Количеството на насобраната органска материја зависи од интензитетот на фотосинтезата и од дишењето, односно - доколку количеството на органската материја се троши во процесот на дишење, нема да се заврши акумулирањето на вишокот во растителните органи. Според тоа, количеството акумулирана материја во растенијата треба да се разгледува како

разлика во продукцијата меѓу извршената фотосинтеза и потрошувачката во дишењето.

За време на вегетацијата настанува преобразба на едни материи во други, што е проследено со промена на масата. На пример, при одложување на резервни шеќери и целулоза се намалува тежината за 10%, во споредба со резервирање на гликоза. Губитокот на различни делови на органи (коренски влакненца, ситни коренчиња, околуцетни ливчиња и др.) треба да се сфати како намалување на општиот биопродуктивитет.

Максималниот прираст на сувата материја по растение пченка, во фаза на метлење, за едно деноноќие изнесува 20 g. Или количеството на задржаната енергија е 351 kJ. Во еден ha посев пченка, со 30-40 илјади растенија, за едно деноноќие се собира енергија  $10.534 \times 10^3 - 14.045 \times 10^3$  kJ. Од 209,0 милиони kJ сончева енергија, што за 6 h паѓа на 1 ha посев, пченката искористува 5-6%; компирот искористува 3,02%, пченицата 3,26%, шеќерната репка 2,12%.

Најголемо значење за фотосинтетската активност имаат зраците светлина со долга бранова должина, т.е. 380-710 nm, означени како фотосинтетска активна радијација (PAR). За време на вегетацијата на 1 ha посев паѓа, во просек  $21 \times 10^9$  kJ фотосинтетски активна радијација. Сончевата енергија се користи за фотосинтетска активност, но исто така и за транспирација, органогенеза и растење.

Продуктивноста на фотосинтезата е во тесна врска со големината на асимилациската површина. Колку е поголема површината на лисјата, надземните стебла, младите гранчиња, цветните пупки и зелените плодови, толку е поголема и продуктивноста на фотосинтезата. Според тоа, големината на приносот (максималната биолошка и економска продукција) е условена со оптималните размери на лисјата и структурата на посевот. Оптималната структура на посевот е определена од морфолошките карактеристики и физиолошката функција. Така на пример, редовите растенија со насока исток-запад, североисток-југозапад, имаат поголема фотосинтетска активност. Со тоа се врши контрола и регулација на интензитетот на фотосинтезата, а тоа води до пораст на биопродуктивитетот.

Распределбата на фотосинтетски активната радијација на една површина не е рамномерна и не одговара на размерите на лисјата по инсерции на посевот. Во еден посев пченка, чија лисна површина условно е означена со 100%, врвните листови, (што претставуваат 23,7% од вкупната површина), впираат 47% сончева енергија, средните лисја, со 60,4% површина и можност за впирање сончева енергија само 36,6%, а долните лисја, со површина од 26,4% и впирање само 8,6%. При подобрена минерална исхрана, се зголемува лисната површина и се подобрува впирањето на количеството фотосинтетски активна радијација. Просечен интензитет на фотосинтезата изнесува 10-15 mg CO<sub>2</sub> на 1 dm<sup>2</sup>/h, со можност во одделни часови и денови да биде зголемена за 10-15 пати. При избор на соодветна сорта со зголемен ефект на фотосинтетскиот апарат, може да се постигне усвојување на 30-50 mg CO<sub>2</sub> на 1 dm<sup>2</sup>/h. Таквиот 1 ha посев, шеќерната репка или компирот, со вкупна лисна површина од 30-40 илјади m<sup>2</sup>, може да даде принос од 60-70 t/ha сува маса.

Во земјоделското производство од особено значење е стопанската продукција, односно она што се користи во исхраната. Така, за лебните жита, од особено значење е вкупниот принос во зрно, за шеќерната репка – приносот во корен, за компирот – подземните стебла, за спанакот – лисјата.

## 6. ДИШЕЊЕ

### 6.1 Историја на проучувањето на дишењето

Проучувањата за процесот на дишењето се многу стари и потекнуваат уште од праисториско време. Првите записи датираат пред повеќе од илјада години, а тоа се записите во Библијата и во списите на старите Грци. Терминолошки, поимот дишење се изедначувал со поимот психа, душа или живот, означувајќи го на тој начин дишењето како процес на животот. Според тоа, во моментот кога престанува дишењето - престанува и животот. Тоа јасно покажува дека во тој период дишењето се сметало како особина својствена само на животните и човекот.

Првите егзактни проучувања за процесот на дишењето се јавуваат во XVII век. Robert Hook (1635-1703) во 1665 година прв ја поставува теоријата дека воздухот го помага согорувањето во животинскиот организам. Значаен придонес во проучувањата на дишењето дал Joseph Priestly (1733-1804), кој во 1774 година воздухот го нарекува „витален и фиксиран“ (за што е кажано во поглавјето за фотосинтеза). Континуитетот во истражувањата го продолжува Antoine Lavoiser (1743-1794), кој во 1789 година „виталниот и фиксираниот“ воздух ги идентификува како  $\text{CO}_2$ , односно како  $\text{O}_2$ .

Истражувањата во XIX век особено придонеле за разбирање на уште еден витален процес, а тоа е ферментацијата. Louis Pasteur (1822-1895) во 1870 година, запишал дека „нема живот без ферментација“. Pffaf (1900) го користел терминот ферментација во смисла на аеробен процес и го сметал за процес на дишење, бидејќи со него се ослободувала енергија. Значајни се откритијата во овој период што го опфаќаат откривањето на ензимите кои учествуваат во дишењето и ферментацијата. Harden и Young овие ензими ги нарекле **зимази** и укажале на значењето на неорганскиот фосфор во ферментацијата на шеќерите.

Експерименталните откритија од страна на Mayerhof (1923), Kostaciev (1910), Bach (1930), Krebs (1957) и други истражувачи докажале дека за процесот на дишење може да се користат разни супстрати. Меѓупродуктите од дишењето не мора да бидат разложени до крајните продукти  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , туку може да послужат како прекурсори за синтеза на други соединенија. Овие сознанија овозможиле да се дефинира процесот на глуколиза и процесот на трикарбонски киселини.

Во текот на четириесеттите години на XX век е утврдено дека аденозин трифосфатот АТР има важна улога во одредени реакции во алкохолното вриење и процесите на оксидација на јаглехидратите или мастите. Овие сознанија дале посебен белег во истражувањата, а голем дел од нив сè уште се актуелни.

### 6.2 Механизам и хемизам на дишењето

Сите процеси кои во живата клетка доведуваат до ослободување на хемиски врзаната енергија, за сметка на оксидацијата и редукцијата на органската материја, се означуваат со поимите дишење или дисимилација. Според тоа, дишењето треба да се сфати како сложен биолошки процес во кој органските материји, најчесто јаглехидратите, се разградуваат до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , ослободувајќи ја енергијата постепено, како што е и sukcesivното разложување на материјалот на дишењето. Етапното ослободување на енергијата, истовремено, овозможува

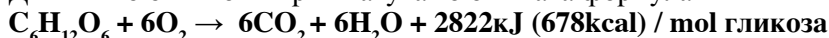
нејзино вградување во соединенија наречени макроенергетски носачи, од каде ќе биде користена според потребите на клетките. Оттука, дишењето не е само оксидоредукциски процес со ослободување енергија, туку и комплекс на процеси каде ослободената енергија се акумулира во новите соединенија кои настануваат со дишењето. Целиот овој оксидоредукциски процес на ослободување енергијата овозможува создавање низа нови метаболити што се вклучуваат во размената на материите на клетката, интермедијарни продукти или материи од кои ќе се изградат други соединенија (масти, аминокиселини, органски киселини, белковини и др.). Комплексноста на овие процеси е обезбедена со сложен систем на ферменти, специфични за различни структури на клетката.

Дишењето на растенијата се одвива при секакви надворешни услови при кои е можен живот. Растителните организми немаат ниту способност за регулација на температурата (и како такви дишат на температура од +50°C до -50°C), ниту можности за поддржување на рамномерното распоредување на кислородот. Во процесот на еволуцијата на растителниот свет се создале различни текови на дишење, овозможени со соодветни комплексни ферментни системи. Разградувањето на материјата во биолошките системи се врши во присуство или отсуство на кислород. Во аеробени услови тоа е дишење, а во анаеробени – вриење или ферментација.

Дишењето се состои од неколку последователни или алтернативни биохемиски процеси. Во текот на дишењето, независно од супстратот што се користи, се разликуваат следните фази:

- **подготвителна фаза**, каде доаѓа до разложување на сложените соединенија и до зголемување на енергетското ниво на супстратот.
- **фаза на оксидативна деградација на супстратот**, каде се раскинуваат врските помеѓу јаглеродните атоми на органските соединенија. Во оваа фаза многу јаглероди се оксидираат до  $\text{CO}_2$ , а различните коензими се редуцираат;
- **фаза на повторна или терминална оксидација на коензимите**, која се состои во пренесување на електрони на  $\text{O}_2$ , при што се добива вода;
- **оксидативна фосфорилација**, односно синтеза на АТР, која е поврзана со оксидација на коензимите.

Дишењето обично се претставува со општата формула:



Така може да се претпостави дека јаглехидратите претставуваат основен супстрат на дишењето. Меѓутоа, на оксидација подлежат и други материи во растителната клетка, во прв ред масните, а во одредени случаи и белковините. Затоа, при разгледување на процесот на дишењето, треба да се има предвид следното:

1. Растителната клетка се одликува со каталитички механизам кој ѝ дозволува како материјал за дишење да користи голем број органски соединенија со различна хемиска природа.
2. Оксидоредукциските трансформации на едно исто соединение може да се реализираат во живата клетка не само на еден, туку по правило, на два или на повеќе начини, кој еден од друг се разликуваат по хемискиот и ензимскиот механизам.



3. Оксидацијата на едно исто соединение може да се оствари по директен пат, со учество на специфични ензими за соодветната материја, како и по индиректен пат – неспецифичен пат.

Треба да се истакне дека, без оглед за каква материја станува збор, постои одредена постапка во разградувањето на материите и таа секогаш оди од сложени кон попусти соединенија. Така, полимерите на јаглехидратите, (како на пример скробот), најпрво се разложуваат до моносахариди, масите до виши масни киселини и глицерол, а белковините до аминокиселини. Овие попусти соединенија понатаму служат како супстрат за дишењето.

### 6.3 Мобилизација на јаглехидратите за дишење

Во подготвителната фаза за дишење, полисахаридите и олигосахаридите најпрво се разложуваат до моносахариди, кои потоа се фосфорилираат за да потоа пак можат да се оксидираат. Материјалот што е потребен за добивање енергија, претходно треба да се подготви за разложување. Некои од фазите на разложувањето се вршат во цитоплазматичниот матрикс, а потоа продолжуваат во митохондриите. Иницијалната фаза на деградација на материјалот за дишење (шеќери, масти, протеини) се изведува без присуство на кислород во мембранскиот систем на цитоплазмата. Кај растенијата, најважни супстрати на дишењето се скроб и сахароза. Краен продукт од нивната подготовка за дишење е фруктоза-1,6-бифосфат. Моносахаридите, кои се добиваат со разложувањето на другите јаглени хидрати, во подготвителната фаза најпрво се трансформираат до глюкоза или фруктоза, кои пак, се фосфорилираат.

Разградувањето на јаглехидратите во процесот на дишењето опфаќа два одвоени процеси. Процесите коишто го деградираат појдовниот материјал до пирогроздова киселина се означени како **глуколиза**. Ова соединение настанува од метаболизмот на шеќери и масти. За да се добијат потребните количества енергија, пирогроздовата киселина треба да се разложува и понатаму, во присуство на кислород, а тоа се врши во митохондриите. Таа фаза е аеробна, а е позната и како **Кребс-ов циклус** (циклус на трикарбонски киселини ТСА).

### 6.4 Глуколиза

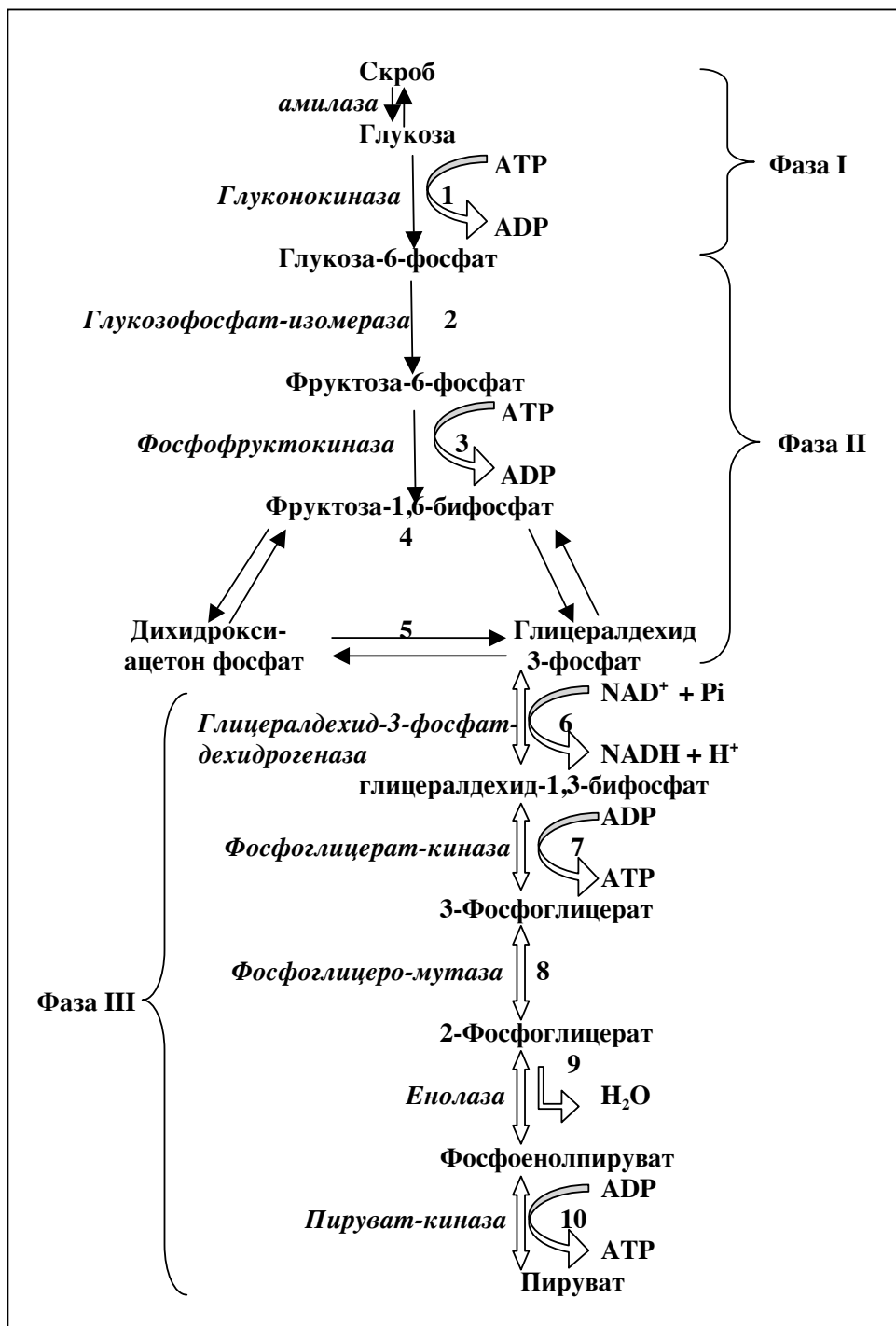
Глуколизата е основен пат на разградување на јаглехидратите. Опфаќа серија реакции кои **се одвиваат во цитоплазмата** и кои опфаќаат ензимско разложување на шеќерите (пусти и сложени) до пируват (C-3 соединение) при што се ослободува енергија АТР и NADH. Глуколизата се одвива во 10 последователни ензимски реакции. Повеќето ензими, кои учествуваат во глуколизата се изолирани во кристална состојба и добро се проучени. Бидејќи се изолирани од цитоплазмата, разбирливо е дека глуколизата се одвива во цитосолот. За глуколизата карактеристични се 3 фази:

#### I фаза – Подготвителна фаза

Во оваа фаза се опфатени сите процеси на подготовка на супстратот за дишење, т.е. создавање на глюкозо-6-фосфат. Таа може да настане со:

1. Разложување на скробот до глюкозо-6-фосфат;
2. Изомерација на другите хексокинази;
3. Фосфорилација на глюкозата при влегувањето во клетките со помош на хексокиназа (глуконокиназа).





Слика 6.1 Фази во разградувањето на глукозата во гλυколитичкиот пат

## II фаза - Препаративна фаза

### III фаза - Фаза на добивање енергија

**Во препаративната фаза**, глюкозата се разложува преку низа на меѓупродукти до глицералдеhid-3-фосфат.

**Во фазата на добивање енергија** се продолжува разградувањето на глюкозата од глицералдеhid-3-фосфат до пируват.

Во глуколизата се врши разградување на хексозите до пирогроздова киселина. Тој процес се изведува во неколку етапи, без присуство на кислород.

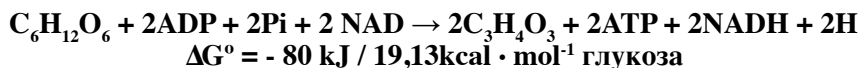
Ако материјалот за оксидација е хексоза, потребно е истата да се активира, а тоа се врши со потрошување на метаболитичка енергија. Активирањето се врши со 2 молекула на АТР и по фосфорилацијата од хексозата, преку хексозомонофосфат, се добива хексозобифосфат. Реакцијата на фосфорилација на глюкозата во глюкоза-6-фосфат тече во присуство на јони од манган и фермент хексозокиназа. Глюкозата, фосфорилирана во глюкоза-6-фосфат, понатаму се изомеризира до фруктоза 6-фосфат. Следува уште една фосфорилација, при што се потрошува вториот молекул на АТР, а со тоа се добива фруктоза-1,6-бифосфат. Со ова е завршена препаративната фаза на глюкозата.

Следната етапа е значајна за разградувањето на фруктоза-1,6-бифосфатот на две триози. Се добиваат: диоксацетонфосфат и глицералдеhid-3-фосфат. Молекулот на диоксацетонфосфат може да се преобрази во глицералдеhid-3-фосфат.

Во фазата на добивање енергија, глицералалдеhid-3-фосфатот се оксидира до глицералдеhid-1,3-бифосфат. Тоа се врши со оксидација на алдеhidната група во карбоксилна и со издвојување енергија. Со ослободената енергија и неорганскиот фосфор ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ) се образува макроенергична врска. Истовремено, со водородот се редуцира и соединението никотинамидадениндинуклеотид, што притоа, од оксидирана форма, преоѓа во редуцирана ( $\text{NAD} + \text{H} \rightarrow \text{NADH}$ ). Енергијата од NADH подоцна ќе послужи за синтеза на АТР при преносот на електроните.

Од глицералдеhid-1,3-бифосфатот, со издвојување на еден фосфор и енергија во врските на АТР се добива 3-фосфоглицеринска киселина. Со преместување на фосфорот, од третиот на вториот јаглерод, се добива 2-фосфоглицеринска киселина, а по одземањето на фосфорна група и пренос на енергија на АТР се добива пирогроздовата киселина – пируват (слика 6.1).

Како резултат на глуколизата преку низа реакции од гликозата се добиваат 2 молекула пирогроздова киселина, 4 молекули АТР и 2  $\text{NADH}_2$ . Ако за активирање на глюкозата се потрошени 2 молекула АТР, вистинскиот енергетски учинок се 2 молекула АТР. При премин на АТР во ADP и P се ослободува 30,6 kJ/7.31 kcal. Значи, при разградувањето на глуколизата до пируват се акумулира 61,2kJ/14.64 kcal. Збирната равенка на глуколизата може да се претстави како:



### 6.5 Енергетски биланс на глуколизата

Во текот на разградување на глюкозата до пируват доаѓа до потрошување на два молекула на АТР и тоа при создавањето на глюкоза-6-фосфат едена

молекула на АТР и при создавање на фруктоза-1,6-дифосфат, исто така едена молекула на АТР. Ослободената енергија при на разградувањето на глюкозата се акумулира во АТР во реакциите на создавање на 3-фосфоглицератот (се создаваат 2 молекула АТР) и пируватот (се создаваат 2 молекула АТР). Според тоа, во реакциите на разградување на глюкозата до С-3 соединенија (пируват), ја имаме потрошувачката и биосинтеза на АТР прикажана во табелата 6.1.

Табела 6.1 Енергетски биланс во разградувањето на гликозата во гликолизата

Реакција	$\Delta G^\circ \text{ mol}^{-1}$	
	kJ	kcal
глюкоза + АТР → глюкоза-6-фосфат + ADP	-16.7	-4.0
глюкоза-6-фосфат → фруктоза-6-фосфат	+1.7	+0.4
фруктоза-6-фосфат + АТР → фруктоза-1,6-дифосфат + ADP	-13.8	-3.3
фруктоза-1,6-дифосфат → дихидроксиацетон-фосфат + глицералдеhid-3-фосфат	+23.8	+5.7
дихидроксиацетон-фосфат → глицералдеhid-3-фосфат	+7.5	+1.8
2 (глицералдеhid-3-фосфат) + 2 NAD + 2Pi → 2(1,3- дифосфоглицерат) + 2 NADH + 2H <sup>+</sup>	+12.4	+3.0
2(1,3- дифосфоглицерат) + 2 ADP → 2 (3-фосфоглицерат) + 2 АТР	-37.6	-9.0
2 (3-фосфоглицерат) → 2-фосфоглицерат	+8.8	+2.1
2 (2-фосфоглицерат) → 2 фосфоенолпируват + 2 H <sub>2</sub> O	+3.4	+0.8
2 фосфоенолпируват + 2 ADP → 2 пируват + 2 АТР	-62.8	-15.0
<b>Глюкоза + 2 ADP + 2 Pi → 2 пируват + 2 АТР</b>	<b>-73.3</b>	<b>-17.5</b>

Во вкупниот биланс на разградување на глюкозата до пируват настануваат 4 молекули на АТР, но бидејќи 2 молекула се трошат во реакциите за создавање на глюкоза-6-фосфат и фруктоза-1,6-дифосфат, остатокот е 2 молекула АТР за секој разграден молекул на глюкоза.

### 6.6 Циклус на трикарбоксилни киселини (ТСА циклус), Кребс-ов циклус

Во аеробни услови, разградувањето на пируватот до крајни продукти се одвива во митохондриите во **циклусот на лимонската киселина**, наречен уште и **цитратен циклус**. Циклусот на разградување на пируватот во аеробни услови најпрво детално е изучен од германскиот хемичар Hans Krebs (1900-1981), за што во 1953 година ја добива Нобеловата наградата. Скратено тој е познат и како **ТСА циклус** (ТСА=tricarboxylic acid), циклус на лимонската киселина (според првата киселина што се добива во текот на циклусот, цитрат) или **Кребс-ов циклус** (според авторот кој ја открил неговата функција).

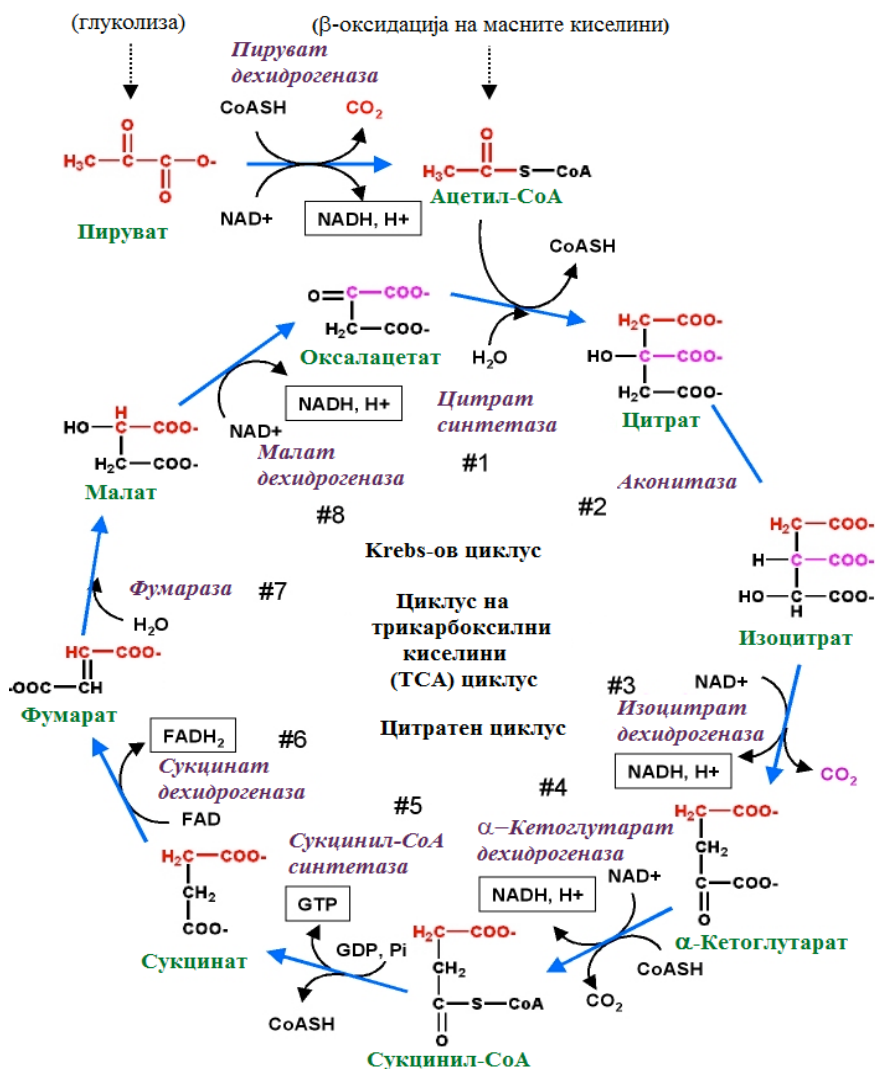
ТСА Циклусот се одвива во 3 фази:

1. Од пируват до ацетил-СоА, т.е. оксидативна декарбоксилација на пируватот;
2. Оксидација на ацетилните смеси (цитратен циклус);
3. Транспорт на електроните и водородот во синцирот на дишење.

**Во првата фаза**, оксидативната декарбоксилација на пируватот се извршува со низа реакции и присуство на комплексен систем ферменти. Пирогроздовата киселина се декарбоксилира, а двојаглеродниот остаток се пренесува на коензимот-А (СоА). Процесот завршува со добивање на ацетил-

CoA, редуциран  $\text{NADH} + \text{H}^+$ , а се издвојува една молекул на  $\text{CO}_2$ . Редуцираниот  $\text{NADH}$  навлегува во електротранспортниот пренос, а ацетил-CoA влегува во Кребс-овиот циклусот.

**Втората фаза** се состои од низа реакции на кондензација, дехидрогенација и декарбоксилација, коишто се изведуваат со ферменти, лоцирани од внатрешната страна на митохондријалната мембрана. Ацетил-CoA се кондензира со оксалоцетната киселина и, со низа реакции, се добиваат ди и трикарбоксилни органски киселини. Во овие процеси, што се од цикличен карактер, се присоединуваат 3 молекули вода, а се одвојуваат два молекула јаглеродендиоксид и четири пара водородни јони, што учествуваат при редукција на  $\text{NAD}$  и  $\text{NADP}$ .



Слика 6.2 Тек на реакциите во циклусот на трикарбоксилни киселини, Кребс-ов или TCA циклус

Кондензацијата на ацетил-CoA со оксалоцетната киселина дава лимонска киселина и ослободување на HS-CoA. При преобразбата на лимонската киселина во низа соединенија на Кребсовиот циклус се ослободува прво едниот, а потоа и вториот јаглерод во вид на  $\text{CO}_2$ . Првиот пар водородни јони  $\text{H}^+$  го редуцира NAD во  $\text{NADH}_2$  (при преминот на изолимонската киселина во  $\alpha$ -кетоглутарната киселина). Вториот пар водородни јони  $\text{H}^+$  го редуцира NAD во  $\text{NADH}_2$  кога  $\alpha$ -кетоглутарната киселина дава сукцинил-CoA. Раздвојувањето на CoA е проследено со ослободување енергија, која се врзува во ATP. При ова раздвојување се добива килибарна киселина (сукцинат), која се оксидира до фумарна, со издвојување на уште еден пар водородни јони. Ова е третиот пар водородни јони со кои ќе се редуцира FAD (флавинадениндинуклеотид) во  $\text{FADH}_2$  (флавинадениндинуклеотид-водород). При преминот на јаболковата киселина (малат) во оксалоцетната киселина, се издвојува четвртиот пар водородни јони, со кои се редуцира NAD во  $\text{NADH}_2$ . Оксалоцетната киселина се регенерира и може повторно да навлезе во циклусот Кребс.

Сумарниот резултат на вториот стадиум се состои во преобразба на двојаглеродниот остаток (ацетил-CoA) со  $\text{CO}_2$ . Во овој процес се редуцираат извесен број електрон-преносители:  $\text{NADH}_2$ ,  $\text{FADH}_2$ , а се акумулира и енергија во ATP. Реакциите изведени во првиот и вториот стадиум немаат потреба од кислород и процесот може да тече анаеробно.

**Третата фаза** е електро-транспортното доставување.

Билансот на TCA циклусот може да се претстави на следниот начин:



Во процесот на оксидацијата на пирогроздовата киселина се издвојуваат водородни атоми, кои треба да се пренесат по синџир од преносители. Важна улога во овој процес имаат ферментите од групата оксидоредуктази, од кои се битни приридиновите дехидрогенази, флавиновите дехидрогенази и цитохромите. Сите тие се моќни донатори на електрони.

Флавинските дехидрогенази, за простетична група имаат витамин  $\text{B}_2$ , рибофлавин. Овие ензими одземаат два водородни атома од различни супстрати. Освен овие преносители, учествува и убихинонот (коензимQ). Завршни преносители се цитохромите со железо, кои од оксидирана форма го преработуваат во редуцирани ( $\text{F}^{3+} \leftrightarrow \text{F}^{2+}$ ), од цитохромите (a, b, c) се предаваат на кислородот како на краен акцептор на  $\text{H}^+$  јоните. Водата се добива со соединување на кислородот и водородот, и се испушта надвор од клетката. При преносот на електроните од еден преносител на друг се ослободува енергија, што служи за синтеза за ATP и ADP и неоргански фосфор. На местата на пренос на водородните атоми се издвојува енергија која што е доволна за образување на ATP. Истовремено, се врши оксидација со фосфорилација, односно **оксидациска фосфорилација** која е карактеристична за дишењето. На секој молекул  $\text{NADH}_2$ , се синтетизираат три молекули ATP, а на секој молекул  $\text{FADH}_2$  се синтетизираат само два молекула ATP.

При блокирањето на кој било преносител, или при недостиг на материја којашто учествува во преносот (витамин  $\text{B}_2$ , цијацин и др.), се оневозможува транспортот на електрони и синтезата на ATP.

### 6.7 Оксидациски пентозо-фосфатен циклус

Вишите растенија, покрај глуколизата, Кребс-овиот циклус и глиоксилатниот циклус, имаат можност за разложување на хексозата глукоза, преку создавање шеќери со 5 C атоми, односно пентози. Директната оксидација на глукозата е алтернативен пат за оксидација на јаглехидратите. Процесот се состои од две фази: иреверзибилна, која е оксидациска, и реверзибилна, која го опфаќа метаболизмот на пентозите. Оттаму, доаѓа и името на овој вид дишење. Појдовен материјал е глукозо-6-фосфат, кој со NADP се оксидира до фосфоглуконат, кој по декарбоксилацијата дава материјал со 5 C атоми (пентози). **глукозо-6-фосфат + NADP<sup>+</sup> → рибоза-5-P + CO<sub>2</sub> + NADPH<sup>+</sup>**

Овој пат за создавање пентози е значаен за растителната клетка, поради трансформацијата во разни соединенија богати со 5 C атоми (изработка на пентози за клеточен сид, изработка на нуклеотиди за сметка на рибоза и дезоксирибоза итн).

Табела 6.2 Реакции во оксидацискиот пентозо-фосфатен циклус

<b>Прва фаза – оксидациска, иреверзибилна</b>	
<i>глукоза-6-фосфат дехидраза</i>	
3 глукоза-6-фосфат + 3NADP <sup>+</sup>	→ → → → → 3 6-фосфоглуконат + 3 NADPH
<i>6-фосфоглуконат дехидраза</i>	
3 6-фосфоглуконат + 3NADP <sup>+</sup>	→ → → → 3 рибулоза-5-фосфат + 3CO <sub>2</sub> + 3 NADPH
<b>Втора фаза – метаболизам на пентози, реверзибилна</b>	
<i>пентозофосфат изомераза</i>	
рибулоза-5-фосфат	→ → → → → → → → → рибоза-5-фосфат
<i>ксилулоза епимераза</i>	
2 рибулоза-5-фосфат	→ → → → → → → 2 ксилулоза-5-фосфат
рибулоза-5-фосфат + ксилулоза-5-фосфат	→ → → седохептулоза-7-фосфат
<i>транскетолаза + 3-глицералдехид фосфат</i>	
<i>трансалдолаза</i>	
седохептулоза-7-фосфат + 3-фосфоглицерински алдехид	→ → → фрукроза-6-фосфат + еритроза-4-фосфат
ксилулоза-5-фосфат + еритроза-4-фосфат	→ → → → → → → фрукроза-6-фосфат
<i>транскетолаза + 3-глицералдехид фосфат</i>	
<i>хексозофосфат изомераза</i>	
2 фрукроза-6-фосфат	→ → → → → → → 2 глукоза-6-фосфат
<b>ВКУПНО:</b>	
<b>6 глукоза-6-фосфат + 6NADP<sup>+</sup> → 3CO<sub>2</sub> + 3 3-глицералдехид фосфат + 6 NADPH</b>	

Оксидацискиот пентозофосфатен циклус може да се подели на две фази:

- првата фаза е физиолошки иреверзибилна, и е оксидациски процес на претварање на глукоза-6-фосфат до рибулоза-5-фосфат;
- втората фаза е физиолошки реверзибилна и ги опфаќа реакциите на конверзија на рибулоза-5-фосфатот до фруктоза-6-фосфатот, т.е. го опфаќа метаболизмот на пентозите.

Оксидацискиот пентозофосфатен циклус има три основни функции во растенијата. **Прво**, обезбедува NADPH, што се користи во биосинтетските процеси во услови кога не се создава во фотосинтезата. NADPH е со посебно

значење за нефотосинтетските ткива, т.е. за ткивата кои се диференцираат, за семињата кои трат и за време на мрак. **Второ**, ослободува рибоза-6-фосфат, која е неопходна за синтеза на нуклеотиди и нуклеински киселини. **Трето**, обезбедува еритроза-4-фосфат, потребна за синтеза на шикиминска киселина - прекурсор за ароматичните соединенија.

### 6.8 Енергетски биланс на дишењето

Разложувањето на глюкозата завршува со издвојување на  $\text{CO}_2$ , вода и 36 молекули АТР.  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + 36\text{АТР}$

Во анаеробната фаза, при разградбата на едена молекула гликоза на два молекула пирогроздова киселина се синтетизираат 2 молекула АТР и 2 молекула  $\text{NADH}_2$ . Секој молекул  $\text{NADH}_2$  пренесува електрони за создавање на 3 АТР (вкупно 6 молекули АТР). Во аеробната фаза, настануваат 4  $\text{NADH}_2$ , и овозможуваат создавање на 12 молекули АТР. Образуваниите молекули  $\text{NADH}_2$  водат кон создавање 2 молекула АТР. Едена молекула АТР се јавува при преминот на  $\alpha$ -кетоглутарната киселина во килибарна. Само од разградувањето на едена молекула пирогроздена киселина до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , се акумулира енергија во 15 АТР. Со оглед на тоа што од едена молекула глюкоза се добиваат два молекула на пирогроздова киселина, тоа значи дека се создале  $2 \times 15 = 30$  молекули АТР. Кон ова треба да се додадат 4+2 молекули АТР во анаеробната фаза. Значи, вкупниот број изнесува 36 молекули АТР.

Табела 6.3 Синтеза на АТР при потполна биолошка оксидација на 1 mol глюкоза (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009)

	Во цитосол		Во матрикс		Вкупно АТР
	АТР*	$\text{NADH}^{**}$	$\text{NADH}^{**}$	$\text{FADH}^{**}$	
Глуколиза	2	2 x 2	-	-	6
ТСА циклус	2	-	2 x 2	2 x 2	30
Вкупно АТР	4	4	4	4	36
Вистински вредности	4	3.6	3.6	3.6	32.8

\* Број на АТР кои се добиваат во супстратната фосфорилација

\*\* Број на АТР кои се добиваат со оксидација на  $\text{NADH}$  и  $\text{FADH}$

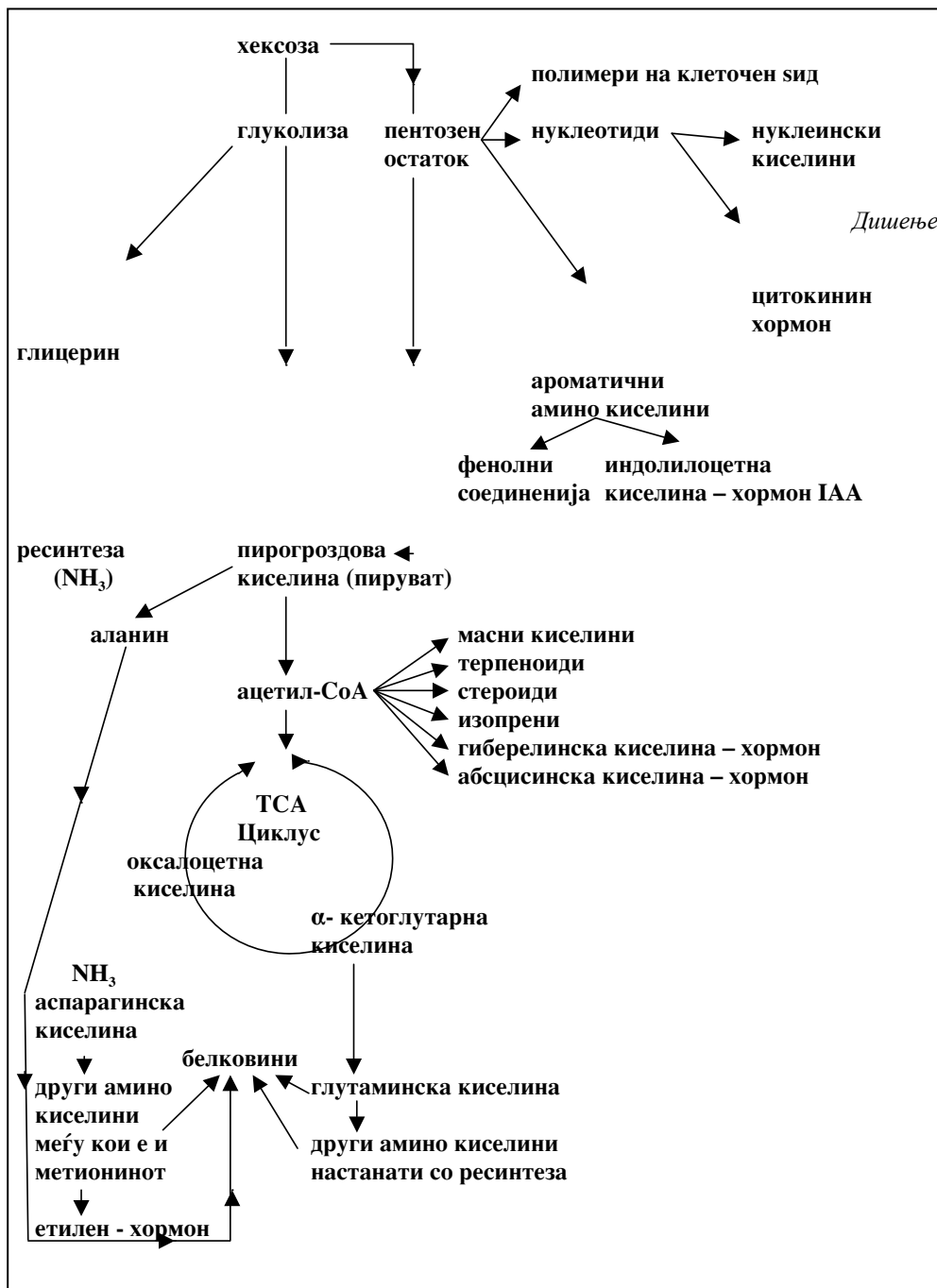
Според тоа, дишењето има две важни функции:

- ослободување енергија, што се користи во животните активности, и
- образување на голем број појдовни супстанции за синтеза на потребни материи во клетката.

### 6.9. Поврзаност на ТСА циклусот со другите биосинтетски процеси

Дишењето (биолошка оксидација), е многустепен ферментативен процес, во кој се издвојува енергија. Во овој процес се создаваат различни соединенија што, пак, понатаму се вклучуваат во метаболичките патишта на сите органски материи неопходни за раст и развој на растенијата. Шематски овој процес е прикажан на сликата 6.3, каде глуколизата, ТСА циклусот и оксидациски пентозо-фосфатниот циклус создаваат различни соединенија, од кои во клетката се синтетизираат многу материи.





Слика 6.3 Поврзаност помеѓу глюколизата и ТСА циклусот со другите метаболички процеси во клетката и создавање на различни соединенија во процесот на дишење, од кои во клетката се синтетизираат многу материи

Така, на пример,  $\alpha$ -кетоглутарната, оксалоцетната и пирогроздовата киселина, (од кои со аминација се добиваат аминокиселини), се прекурсори на пурините и пиримидините. Глутаминската киселина, (создадена од  $\alpha$ -кетоглутарната киселина), е почетно соединение во синтезата на пироловите прстени и порфириот на хлорофилот. На таков начин преку ТСА циклусот метаболизмот на јаглехидратите е поврзан со биосинтезата на аминокиселините, протеините, азотните бази, нуклеинските киселини, порфирините и многу други соединенија.

### 6.10 Транспорт на електрони во процесот на дишење

Органските соединенија на различен начин се оксидираат до  $\text{CO}_2$ , а енергијата добиена при оксидацијата е сочувана во форма на редуцирани коензими. За контрола на клеточните функции е неопходно да се постигне рамнотежа помеѓу редуцираните и оксидираните форми. Тоа значи дека редуцираните коензими во процесот на дишење повторно се оксидираат, пренесувајќи електрони на  $\text{O}_2$ , а притоа се формира вода. Овој процес е познат како **терминална оксидација**. Синџирот на терминалниот транспорт на електрони е составен од бројни супстанции познати како редуцирачки (редокс) соединенија, кои лесно и брзо можат да преминат од оксидиран во редуциран облик и обратно. Секоја промена на овие соединенија од оксидиран во редуциран облик, квантитативно е одредена со промена на редокс потенцијалот.

Во преносот на електрони спаѓаат соединенија со различен редокс потенцијал, а кои се поделени на:

- **пиридни нуклеотиди,**
- **флавопротеини,**
- **цитохроми,**
- **железо-сулфурни соединенија,**
- **хинони.**

Со исклучок на убихинонот (UQ), сите други компоненти на синџирот се протеини со карактеристични простетички групи.

#### 6.10.1 Структура на митохондриите

Митохондриите се клеточни органели присутни кај сите еукариоти. Нивниот број во секоја клетка зависи од нивната метаболичка активност. Митохондриите се обвиткани со двојна мембрана. Надворешната мембрана е мазна, а внатрешната гради многубројни инвагинации, што се наречени **кристи** (cristae mitochondriales). Надворешната мембрана според својот состав, е слична со сите други мембрани во клетката, но внатрешната мембрана се разликува од другите мембрани. Таа често може да се извитка и тие делови изгледаат како везикули. Протеините во внатрешната мембрана се присутни со 70%, а меѓу липидите е познат **кардиолипниот**, кој не постои во ниту една друга мембрана. Просторот помеѓу двете мембрани се нарекува **интермембрански простор**, а внатрешноста на митохондриите е исполнета со течност, која се нарекува **матрикс** (Слика 6.4).

Во митохондриите се разликуваат четири метаболички компартменти. Тие се: **надворешна мембрана, интермембрански простор, внатрешна мембрана и матрикс** (Слика 6.5). Надворешната мембрана содржи еден

протеин од 31kD, што се нарекува **митохондријален порин** и гради канали за преминување на многу супстанции. За разлика од неа, внатрешната мембрана речиси е непропустлива за овие супстанции. Меѓутоа, многу протеини во нејзиниот состав имаат транспортна функција и го регулираат транспортот во двата правца. Сепак, главни функционални делови на мембраната се протеините што го вршат транспортот на електрони од NADPH до  $O_2$ . Митохондриите содржат и DNA со циркуларна форма, што може да се кодира 15-25 протеини. Во митохондриите се присутни рибозоми од типот 70S, како и други видови на RNA, што учествуваат во синтеза на некои протеини.



Слика 6.4 Структура на митохондрија

### 6.10.2 Пренесувачи на електрони

Компонентите на синџирот на транспорт на електрони условно може да се поделат на 2 групи:

- пренесувачи на електрони и  $H^+$  јони,
- пренесувачи на еден електрон или пренесувачи на два електрона.

**Пиридни-нуклеотиди**, кои влегуваат во состав на транспортот на електрони, се **NAD - никотинамид аденин динуклеотид** и **NADP - никотинамид аденин динуклеотид фосфат**. NAD и NADP имаат сосема различни функции.

**NAD** е **главен оксидативен фактор**, што ги изведува во најголем дел оксидативните процеси, во кои тој самиот се редуцира. Тој оксидира различни супстанции во катаболичките процеси, како што се гликолизата, оксидацијата на масните киселини, TCA циклусот и други биохемиски процеси.

**NADP**, во облик на **NADPH**, е **редукциски фактор** во фотосинтезата, синтезата на масните киселини и во други синтетички процеси. Неговиот редуциран облик, исто така, мора постојано да се обновува, што се случува во светлата фаза на фотосинтезата и во оксидатискиот пентозен циклус.

Пиридните нуклеотиди, при оксидација и редукција отпуштаат, односно примаат  $2H^+$  и 2електрона. Нивниот редокс потенцијал е  $-0,32\text{ V}$ .

**Флавопротеините** се ензими со простетична група **флавино-мононуклеотид (FMN)**, или **флавино аденин динуклеотид (FAD)**, во кои како дериват влегува рибофлавинон (витамин  $B_2$ ). Флавините исто така пренесуваат два  $H^+$  јони, а редокс потенцијалот на различните флавопротеини се движи во широк опсег од  $-0,49\text{ V}$  до  $+0,19\text{ V}$ .

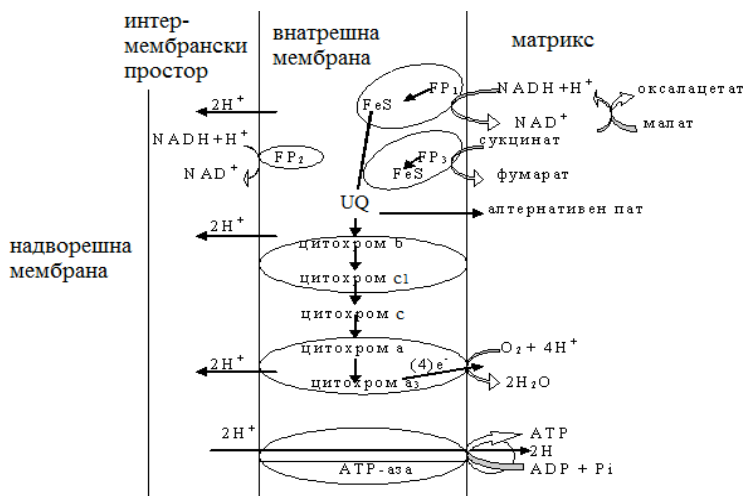
**Цитохромите** се протеини чија простетичка група **хем** е порфириноско јадро со атом на железо во центарот на јадрото. Тие реверзибино пренесуваат по

1 електрон со промена на валентноста  $\text{Fe}^{2+} \leftrightarrow \text{Fe}^{3+}$ . Нивниот редокс потенцијал се движи од 0,00 до +0,6 V. Поделени се во групи означени како **цитохроми a, b, или c** (според најновите податоци постои и **d**). Цитохромот **a** се нарекува **цитохром оксидаза** и содржи 2 атома на бакар.

**Железо-сулфурните протеини** содржат јони на железо, што не се врзани во хем, туку со атомите на сулфурот градат структура во облик на решетка. Постојат  $2\text{Fe}-2\text{S}$  и  $4\text{Fe}-4\text{S}$  фери-сулфурни центри, чии решетки се врзани за сулфурниот остаток за цистеинот, што е вграден во апопротеин. Феросулфурните протеини пренесуваат по еден електрон, а имаат редокс потенцијал од -0,42 V до +0,35 V.

**Хиноните** во митохондриите претставуваат **убихинон** (коензимQ), кој носи страничен изопреноиден синџир. Убихинонот се редуцира примајќи најпрво еден а потоа и уште еден електрон и најпосле врзува  $2\text{H}^+$  и поминува во **убихинол**. Убихинолот е мала молекула, многу липофилен и не е врзан за протеини.

Транспортот на електрони во респираторниот синџир започнува од NADH, што се наоѓа во матриксот на митохондријата. Двата електрона од NADH се прифаќаат од флавопротеинот  $\text{FP}_1$ , што се наоѓа на внатрешната страна од внатрешната мембрана. Потоа, пар електрони (и протони) се пренесуваат кон убихининот. Има мислење дека убихининот (коензим Q) не се наоѓа на главниот пат во респираторниот синџир.

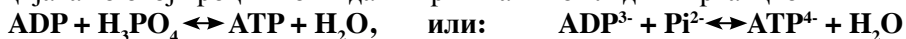


Слика 6.5 Респираторен синџир во митохондриите и механизмот на оксидативната фосфорилација.

Електроните од убихининот, во респираторниот синџир се вклучуваат преку цитохромот b, c и a, по што се предаваат на  $\text{O}_2$  (слика 6.5). Пренесувањето на електроните на  $\text{O}_2$  го катализира комплексот цитохромоксидаза (= цитохром a + a<sub>3</sub>). Членовите на респираторниот синџир се подредени според редокс потенцијал. Најнегативен редокс потенцијал има првиот член во системот  $\text{NAD}^+/\text{NADH} + \text{H}^+$  ( $E'^0 = -800\text{mV}$ ), а најпозитивен редокс потенцијал има местото на кое електроните директно се предаваат на молекуларниот кислород ( $E'^0 = +800\text{mV}$ ).

### 6.11 Оксидатиска фосфорилација

Транспортот на електрони (и протони) во синџирот на транспорт на електрони, е тесно поврзан со фосфорилацијата на ADP и синтезата на ATP. Реакцијата во овој процес може да се претстави со следните реакциони шеми:



Механизмот на оксидатиската фосфорилација сè уште не е доволно разјаснет, иако со сигурност се знае дека таа се одвива при протокот на електроните низ респираторниот синџир. Протокот на електрони предизвикува активно поместување на протоните, со што настанува протонски градиент, кој е основната движечка сила за фосфорилацијата. Во фотофосфорилацијата протоните продираат од внатрешниот простор на тилакоидите во надворешниот простор, т.е. во стромата на хлоропластот, додека, пак, во оксидатиската фосфорилација протоните од меѓумембранскиот простор продираат во матриксот на митохондријата.

Бидејќи во транспортот на еден пар електрони од NADPH до  $\frac{1}{2}\text{O}_2$  се формираат **3 ATP**, се смета дека постојат три места на фосфорилација, и тоа: помеѓу NADH и UQ, помеѓу цитохром а и цитохром с, и помеѓу фероцитохромот и кислородот.

### 6.12 Ферментација (вриење)

Ферментацијата е процес на разградување на сложените органски материи на попусти, во отсуство на кислород (анаеробно). Разградувањето на материите е проследено со ослободување енергија. При овој оксидоредукциски процес се врши издвојување на електрони, што се акцептираат од разни органски молекули. Бидејќи материјалот за дишење комплетно не се разградува, се појавуваат различни по хемиски состав материи, во кои сè уште има енергија.

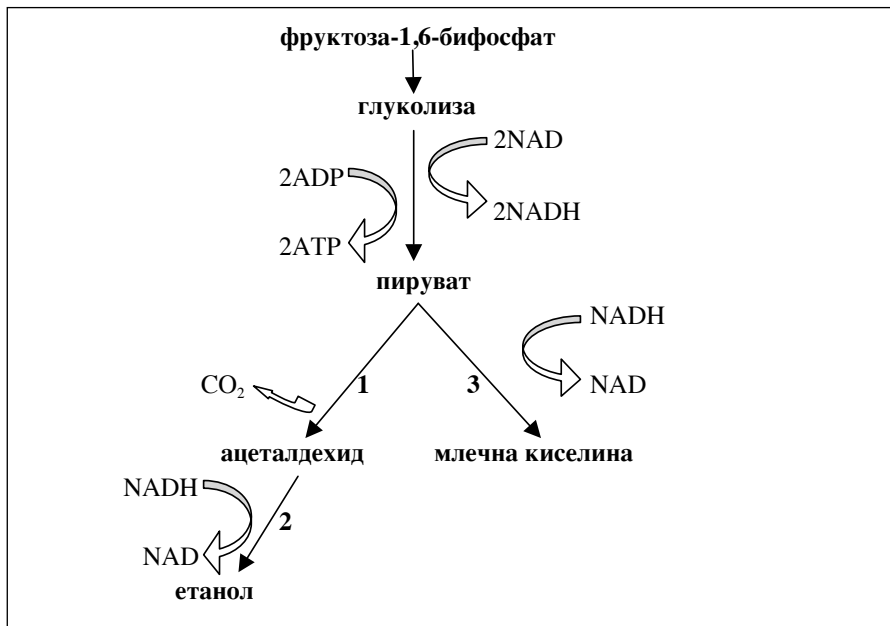
Во зависност од видот на почетниот материјал, настапува ферментативен процес, којшто завршува со појава на една или друга материја. Ако појдовната материја во растителниот материјал е глюкоза, како резултат на **алкохолната ферментација** ќе се образува етил алкохол и  $\text{CO}_2$ , а количеството на енергија изнесува 87,78 J (21 cal). Остатокот од енергијата е сè уште поврзан во водородните врски на етил алкохолот, што се јавува како завршен производ за овој вид вриење. Во други случаи, при **млечно киселинската ферментација**, глюкозата или млечниот шеќер ферментира до млечна киселина, при што се ослободува 91,96 J (22 cal). Остатокот енергија е во врските на млечната киселина. Покрај овие две вриења, познати се **маслената и оцетната ферментација**, што се од посебно значење за биолошките процеси на разложување.

Како заклучок, може да се каже дека во ферментативната активност на материјалот за дишење се образуваат 2-3 макроенергетски врски, за разлика од аеробниот процес, каде се образуваат 10-15 повеќе. Редуцираниот NADH се користи за редукција на оцетниот алдехид до алкохол (во алкохолната ферментација), односно за редукција на пируватот до млечната киселина (во млечна ферментација), што е карактеристично за вриењата (Слика 6.6).

Процесот на ферментација служи како доставувач на енергија, облигативно или факултативно, за анаеробни организми (микроорганизми).

Вишите растенија, во отсуство на кислород, материјалот за дишењето го разградуваат до појава на алкохол, што се насобира во ткивата. Ако енергетската

добивка во анаеробни услови е ниска, вишите растенија трошат за 30-50 пати повеќе материјал отколку во аеробното дишење. Како резултат на големата потрошувачка на резервите и недостигот на метаболитите од аеробната фаза, се јавува опаѓање на животната активност и смрт.



Слика 6.6 Ферментација. Пируватот, со кој се завршува гликолизата, по пат на алкохолната ферментација произведува етанол и  $\text{CO}_2$ , а во млечно-киселинската ферментација млечна киселина. Ензими: 1. Пируват декарбоксилаза, 2. Алкохолна дехидрогеназа, 3. Млечна (лактатна) дехидрогеназа

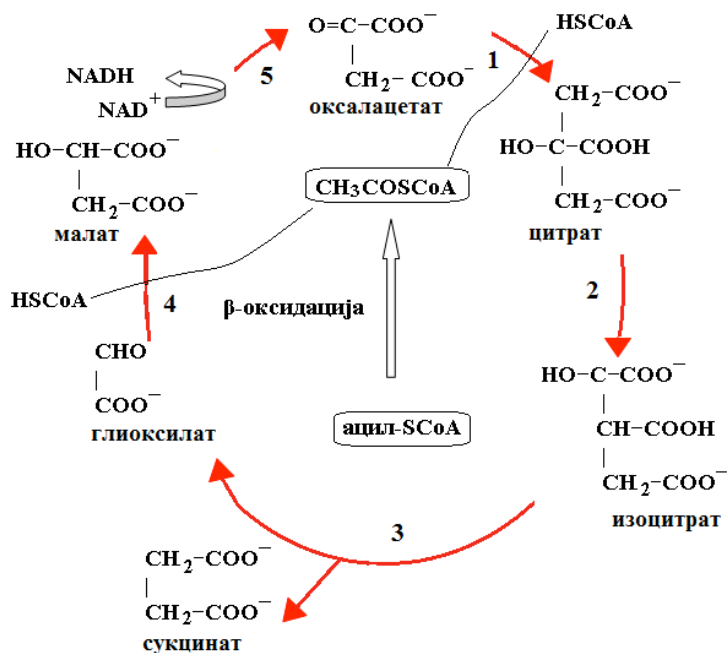
Вишите растенија вршат алкохолна ферментација само во исклучителни случаи. Присуството на етанол се јавува и во ткива со висок интензитет на дишење, а тоа може да се смета како доказ за анаеробните процеси во разложувањето на материјалот. Чувањето на овошните плодови е отежнато доколку во нив се појави шпиритус и ацетилалдехид, што инаку е резултат на анаеробните процеси, што се вршат во нив.

Во масивните органи (сочни, крупни плодови) и семиња со цврста семеница, поради слаб довод на кислород, има анаеробно разложување на материјалот. Во нив се насобира етилалкохол, што дејствува инхибиторно, посебно врз ембрионот, а тоа доведува до намалена 'ртливост на семињата. Тие аеробно дишат и забрзано израснуваат дури по пробивањето на семеницата.

Корените на многу растителни видови можат да се најдат во анаеробни услови поради големо количество на вода во почвата, што го истиснува воздухот. Но, има и такви видови (ориз) кои се адаптирале да живеат во присуство на мали количества на  $\text{O}_2$  во почвата. Сепак, способноста на вишите растенија привремено да се адаптираат на анаеробни услови е една од причините за нивно опстанување.

### 6.13 Глиоксилатен циклус

Во различни биолошки услови и во фазата на вегетација, растенијата не секогаш добиваат енергија по пат на гликолиза и Кребс-овиот циклус. Така, во одредена состојба, оксидацијата на хексозите се изведува по изменет циклус од оној на Кребс. Мобилизацијата на масните материи во семињата богати со масти (сончоглед, рицинус и др.), се врши со глиоксилатниот циклус. Ферментните системи (учесници во овој циклус), овозможуваат преобразба на масните материи во шеќери, односно на масните киселини во ацетил-СоА. Местото на оксидација се **глиоксизомите и пероксизомите**, а не митохондриите.



Слика 6.7 Глиоксилатен циклус. Ензими: 1= Цитратна синтетаза, 2= Аконитаза, 3=Изоцитратна лијаза, 4=Малатна синтетаза, 5= Малатна дехидрогеназа

Појдовните етапи што водат до образување на ацетил-СоА и лимонска киселина остануваат неизменети. Промената настанува кога изолимонската киселина се раздвојува на килибарна киселина (сукцинат) и глиоксилатна киселина (глиоксилат). Понатамошен тек на реакцијата е појавата на јаболкова киселина (малат), како резултат на слепањето на глиоксилатната киселина со ацетил-СоА. Јаболковата киселина се оксидира во оксалоцетна, а издвоениот СоА со оксидација се преобразува во масни киселини. Со ова, циклусот на оксидацијата е завршен.

Ефектот на глиоксилатниот циклус се состои во добивање на енергија за 3 молекули на АТР и еден молекул килибарна киселина (сукцинат), од каде како појдовен материјал настануваат разни органски киселини. Во глиоксилатниот циклус ниту еден јаглероден атом не се оксидира до  $\text{CO}_2$ , туку јаглеродните атоми се штедат и се користат за натамошни процеси.



### 6.14 Оксидација на липидите

Растенијата, генерално, не ги користат липидите (масти и масла) како енергетски материјал и многу мал дел од нив ги акумулираат во вегетативните органи. За липидите може да се каже дека го сочинуваат поголемиот дел од супстратот (на пр. NADPH) за оксидативна фосфорилација во растенијата. Резервните липиди, речиси секогаш, се наоѓаат во форма на триглицериди (т.е. естри на глицеринот и масните киселини) и се акумулираат како резервна материја во семето и плодовите. Некои растенија како што се сончогледот, ленот, маслинката кокосот и други, ги натрупуваат мастите и во стеблото. При никнење на семето, мастите се користат да го потпомогнат порастот на ‘ркулците сè до целосен премин кон автотрофен начин на исхрана. Во тој период, најголем дел од мастите се трансформираат во јаглехидрати, белковини и други липиди. За конверзија на мастите во овие соединенија потребна е енергија АТР, која се користи од ТСА или од гликосилатниот циклус.

Триглицеридите се најчест облик на масти што подлежат на оксидација, а нивниот катаболизам се одвива во 3 фази:

- хидролитичко разградување на естерските врски до глицерол и виши масни киселини,
- катаболизам на глицеролот,
- катаболизам на масните киселини.

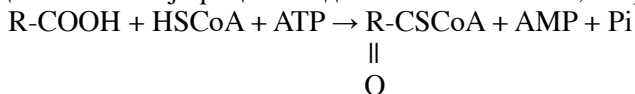
**Хидролитичкото разградување на мастите** се одвива во **сферозомите**, (олеозомите и липидните тела) со помош на ензимот липаза (хидролаза), што се наоѓа во мембраната на сферозомите.

**Глицеролот** се разградува така што, најпрво се фосфорилира со АТР, во присуство на глицерол киназа, со што настанува глицерол-3-фосфат. Со неговата оксидација во присуство на глицерол-3-фосфат дехидрогеназа, настанува дихидроксиацетон фосфат, што понатаму се метаболизира до пирогроздова киселина преку глуколитички пат.

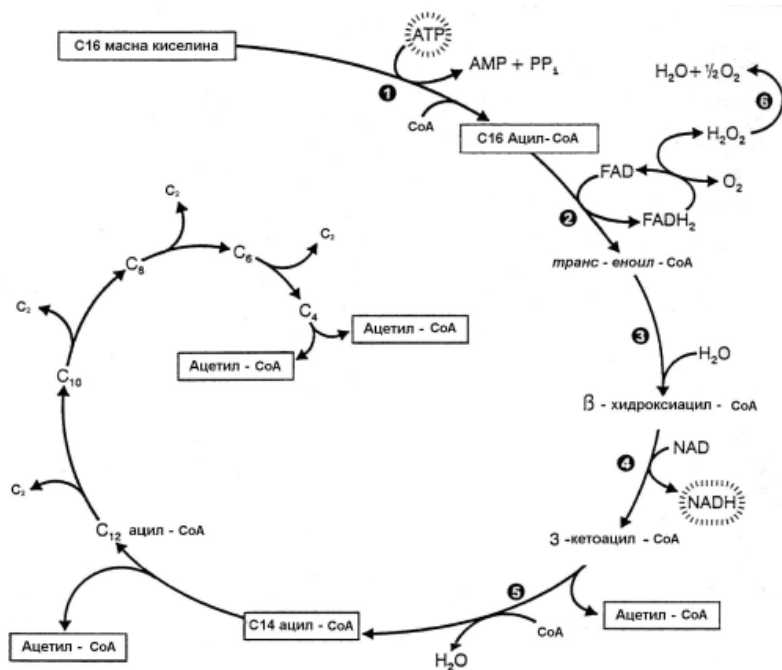
Со трансформација на глицеролот до пирогроздова киселина се формираат 2 молекула на АТР на ниво на супстрат и 2 NADPH што понатаму во терминалниот синџир на транспорт на електрони формираат 4 АТР. Пирогроздовата киселина (пируватот) дифундира во митохондриите, каде потполно се оксидира, создавајќи уште 15 АТР по пат на оксидативна фосфорилација. Така, вкупниот биланс на формирани АТР на една молекула глицерол изнесува 21 АТР, односно **нето 20 АТР**, бидејќи 1 АТР е потрошен за активирање на глицеролот.

**β-оксидацијата на масните киселини** е најважен пат од каде енергијата може да се ослободи од масните депоа. Катаболизмот на масните киселини е поврзан со формирање на АТР и NADPH. Во оксидацијата на масните киселини учествуваат ензими на митохондриите и глуксизомите.

Масните киселини најпрво се активираат со ензимот ацил-КоА-синтетаза до ацил-КоА. Овој процес се одвива со АТР и CoA, според реакцијата:



Настанатиот AMP во оваа реакција под влијание, на ензимот аденилат киназа, формирајќи два ADP, повторно се трансформира во АТР на ниво на супстрат, или во процесот на оксидативната фосфорилација. На овој начин, за активирање на една молекула на масна киселина се користат 2 молекула на АТР.



Слика 6.8  $\beta$ -оксидација на масните киселини. Масните киселини се оксидираат врзани за CoA, во процеси што се повторуваат во спирала. При секој обрт на спиралата, сè одвојува по еден двокарбонски фрагмент, C-2 ацетил-CoA, се додека не се потроши целиот синџир на масни киселини. Ензими: 1 = ацил-CoA синтаза, 2 = ацил-CoA оксидаза, 3 = еноил-CoA хидратаза, 4 =  $\beta$ -хидроксиацил-CoA дехидрогеназа, 5 = ацил-CoA ацетил трансфераза (тиолаза), 6 = каталаза

Првата реакција на  $\beta$ -оксидацијата е дехидрогенација катализирана од ацил-CoA-дехидрогеназа, каде ацил-CoA се оксидира до еноил-CoA. Коењим во оваа реакција е FAD. За разлика од анималните митохондрии, кај растенијата овој коењим ги пренесува  $H^+$  јоните на кислородот, формирајќи  $H_2O_2$ . Под дејство на ензимот каталаза, пероксидот се разложува на вода и кислород. Со хидратација на еноил-CoA во реакцијата катализирана од еноил-CoA хидратаза се создава  $\beta$ -хидроксиацил-CoA, кој понатаму се оксидира до кетовацил-CoA со помош ензимот хидроксиацил-CoA дехидрогеназа, што користи NAD како оксиданс. Со реоксидација на NADH се ослободуваат 3 молекули на ATP. Доколку овој процес се одвива во глиоксизомите NADH, се реоксидира со екстерната NADH дехидрогеназа и притоа се произведуваат 2 ATP. Последната етапа од  $\beta$ -оксидацијата е тиолитичко цепање на ацетил-CoA и одвојување на CoA-тиоестер, со што масниот ацетил-CoA се скратува за 2 C атома. Потоа, вака скратен за 2C атома, повторно влегува во спиралата на  $\beta$ -оксидацијата. Така доаѓа до постепено, но потполно разградување на масната киселина со парен број на C-атоми, до ацетилен остаток врзан за CoA, т.е. до 2 молекула на ацетил-CoA. При оваа митохондријална оксидација се ослободуваат најмногу ATP. Со комплетна оксидација на еден молекул, на пример, палметинска киселина (со 16 C атоми) се синтетизираат вкупно 129 ATP. Во седум круга

на циклусот со оксидација на еден молекул на палметинска киселина во бета спиралата се разложува до 8 молекули на ацетил-КоА. Масните киселини, освен со  $\beta$ -оксидацијата можат да се разградат и со  $\alpha$  и  $\omega$ -оксидација.  $\alpha$ -оксидација е оксидативно разложување на масните киселини на  $\alpha$  C атомот во текот на 'ртењето на семињата и за неговото физиолошко значење сè уште малку се знае.

### 6.15 Оксидација на протеините

За оксидацијата на протеини многу повеќе се знае кога се во прашање животинските организми, бидејќи анималните организми нив ги користат како храна.

Во почетокот на XX век (Deleano, 1912; Krotkov, 1939) докажале дека по подолго гладување, количината на белковини во растенијата се намалува. Врз основа на ова се претпоставувало дека освен примарниот респираторен супстрат, постои и втор, респираторен супстрат, кој почнува да се користи со појавата на недостаток на јаглехидрати.

Brodie (1983) докажал дека во периодот на гладување на растенијата, покрај промените во содржината на азотот и азотните соединенија, доаѓа и до промена на респираторниот коефициент RQ, кој во почетокот на гладувањето изнесувал 1, а подоцна таа вредност се намалила на 0,79.

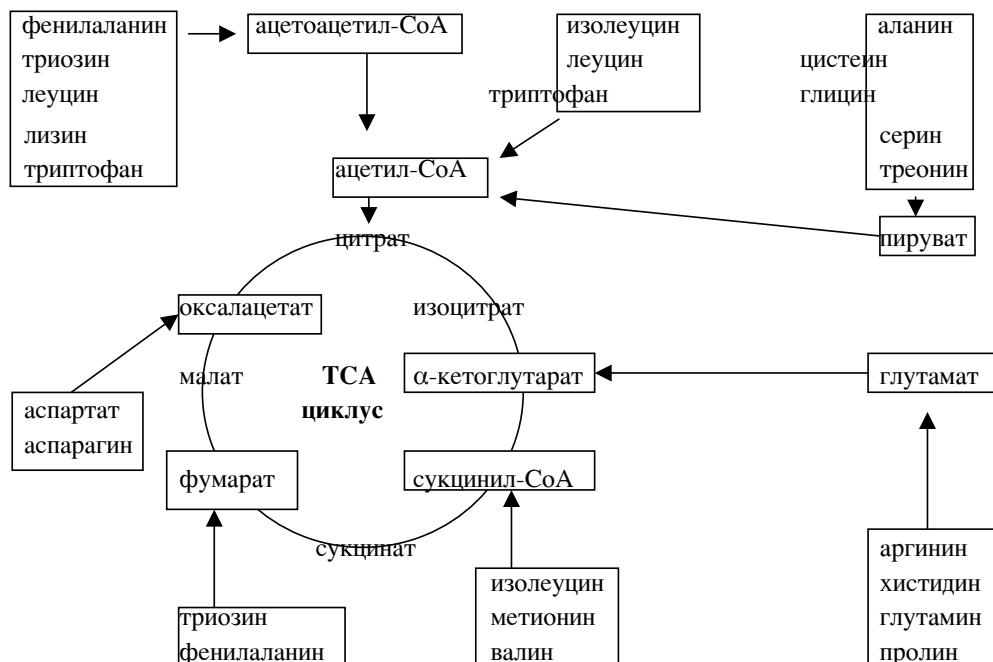
Со додавање на различни аминокиселини, кај изолираните митохондрии или во делови од ткива потопени во хранлив медиум, е покажано дека се зголемува примањето на кислородот. Тоа било потврда дека и протеините можат да послужат како супстрат за дишењето. Од посебно значење се резервните белковини во семињата и плодовите, што можат да послужат како супстрат за дишење во првите фази на растењето на изданокот.

Крајни продукти во разложувањето на протеините се аминокиселините, што можат повторно да се искористат во синтеза на белковини, или да се разградат во ТСА циклусот.

Кај растенијата, од посебно значење е системот алфа-кетоглутарна / глутаминска киселина. Кај другите аминокиселини, процесот на трансминација може да дојде со пренос на нивните  $\text{NH}_3$  групи на алфа-кетоглутарната киселина и на други аминокиселини, при што доаѓа до формирање на специфични аминокиселини и други соединенија. Некои од патиштата на метаболизмот на аминокиселините се прикажани на сликата 6.9.

Во процесот на оксидација на аминокиселините се ослободува многу малку енергија, што нема посебно значење во обезбедување енергијата за растењето.

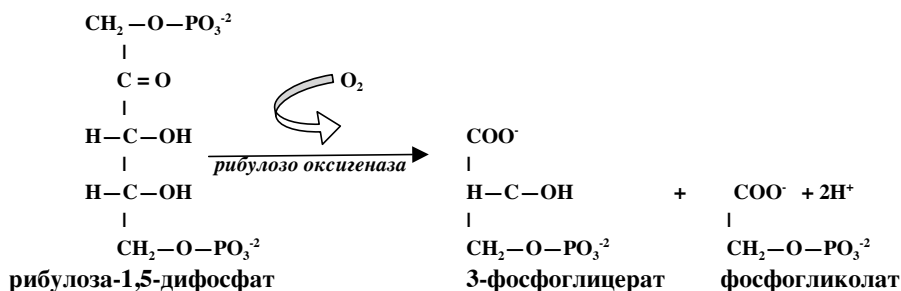
Покрај наведените соединенија, т.е. јаглехидратите, масните и белковините, е докажано дека како супстрат за дишење може да се користат и други соединенија, како што се: органски киселини, етанол, шеќерни алкохоли (манитол, сорбитол) и др, за чија оксидација помалку се знае.



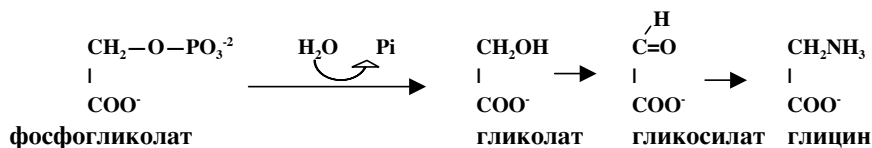
Слика 6.9 Места на влегување на аминокиселинскиот јаглероден скелет во формирањето на пируватот и во цитратниот, TCA циклус

### 6.16 Фотореспирација и продуктивност на растенијата

Растенијата имаат општи респираторни процеси, слични како и кај животните и микроорганизмите. Тие ги разложуваат јаглехидрати со помош на глуколизата и Кребсовиот циклус, а содржат ензими кои ги катализираат реакциите во метаболизмот на протеините и аминокиселините. Растенијата поседуваат и дополнителна метаболичка активност, наречена **фотореспирација**, која се реализира во присуство на светлина. Фотореспирацијата е слична на респирацијата која се одвива во темно, бидејќи, при овој процес се ослободува  $\text{CO}_2$ , а се троши  $\text{O}_2$ , и е спротивна на фотосинтезата. Нејзиниот ефект се согледува во опаѓањето на растот на растенијата и приносот. Овој процес настанува како последица на врзувањето на  $\text{O}_2$  за рибулозо-1,5-дифосфатот, кога концентрацијата на  $\text{O}_2$  во клетката е многу висока. Фотореспирацијата е процес на оксигенација на рибулозо-1,5-дифосфатот во присуство на светлина.



$O_2$  и  $CO_2$  можат да земат исто каталитичко место и да реагираат со фосфатите на шеќерот. Во процесот на фотореспирација наместо два молекула, како во фотосинтезата, се создава само еден молекул на фосфоглицеринска киселина и еден молекул на фосфогликолна киселина и така го спречува функционирањето на Калвиновиот циклус. Со фотореспирацијата, градењето на фосфогликолат претставува загуба за растението, бидејќи тој понатаму се оксидира со оксидаза во гликосилат, а потоа во глицин и други амонокиселини.



Глициноот се трансформира во митохондриите каде што се разложува спред равенката:



Созданиот  $NH_3$  се надоврзува за глутаматот, создавајќи глутамин ( $Glu-NH_2$ ).

**Фотореспирацијата за растенијата претставува расипништво**, затоа што растенијата врзуваат дел од  $O_2$ , кој се ослободува со фотосинтезата. Заради тоа, фотореспирацијата може да го намали приносот кај пченицата, шеќерната репка, и кај легуминозните растенија и до 50%. C-3 растенијата се одликуваат со висок интензитет на фотореспирација, а C-4 со низок.

### 6.17 Трансформација на енергијата во процесот на дишење

Резултатите од истражувањата на процесот на трансформација на енергијата во живиот свет во последните години покажуваат дека организмите имаат извонредна способност за биохемиска и физиолошка организација на живата материја. Во овие различни и сложени процеси на промет на материјата, бројот на основните механизми и структурните единици е огромен. Овие трансформации во живата материја се одвиваат благодарение на релативно мал број ензими и коензими. Едни исти катализатори се користат во различни типови на ферментација, при дишење на клетката и во реакции на синтеза на основните компоненти на живата материја.

Денес, со сигурност е докажано дека хемиската енергија, која се ослободува во процесот на разложувањето на органската материја, доколку веднаш не се претвори во топлина, преминува во посебен вид хемиска енергија. Таа специјална форма на енергија е таа која се наоѓа врзана во аденозин трифосфатот АТР.

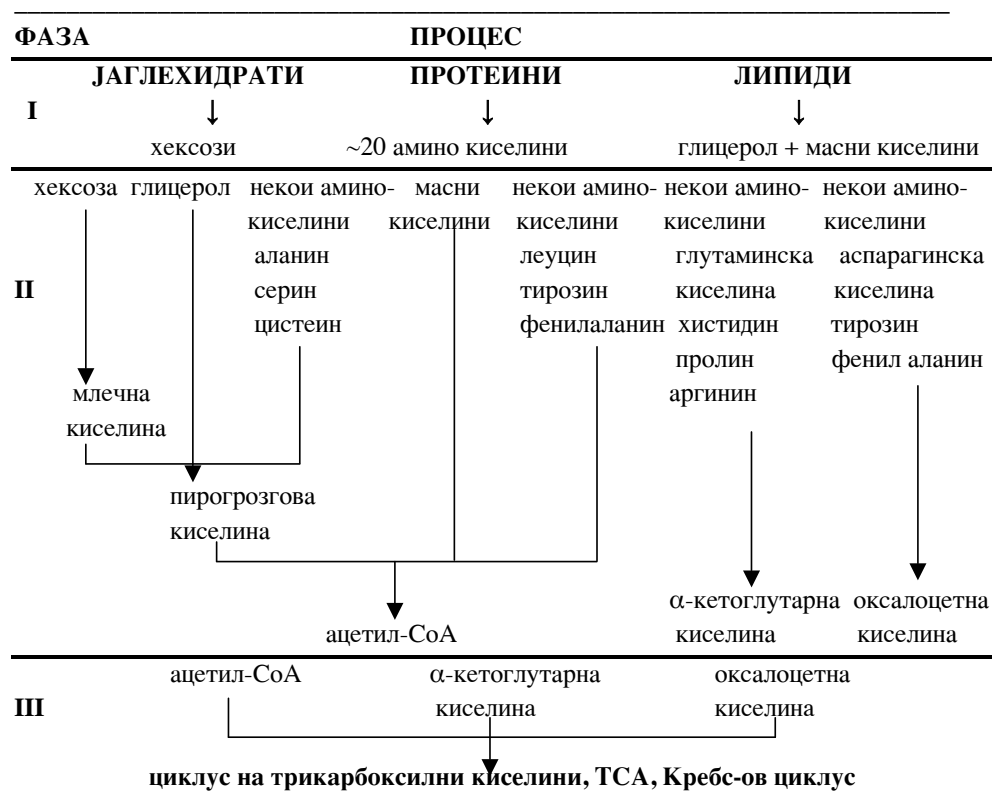
Процесот на ослободување на енергија во оксидацијата на органските материи може да се подели во **три фази**, прикажани на сликата 6.10.

Во **првата фаза**, високомолекуларните соединенија се разложуваат на попусти единици, јаглехидрати до хексози, протеините до аминокиселини, липидите до глицерол и масни киселини.

Во **втората фаза**, нискомолекуларните соединенија подлежат на непотполна оксидација, чии крајни породукти не се само  $CO_2$  и  $H_2O$ , туку и оцетна киселина во форма на ацетил- $CoA$ ,  $\alpha$ -кето глутарна и оксалоцетна киселина. Треба да се истакне фактот дека, од огромен број почетни (изворни) материи само три крајни породукти во втората фаза е извонредно мал број. Овие

три крајни продукти се тесно поврзани помеѓу себе (еден со друг) во размената на материите и учествуваат во третата фаза на оксидацијата на органските материји и во ослободувањето енергијата.

Во **третата фаза** доаѓа до целосно ослободување на енергијата во циклусот на трикарбоксилни киселини, кој преставува краен пат на оксидација на органските материји. Овој циклус претставува трансформација на еден еквивалент на пирогроздова киселина до крајните продукти  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , со серија на меѓупродукти на ди и трикарбоксилни киселини.



Слика 6.10 Три главни фази во ослободувањето на енергија во процесот на оксидација на органските материји

### 6.18 Показатели на дишењето

**Интензитет на дишењето** претставува количина на примен кислород, или издвоен јаглерод диоксид, за единица време на единица маса на растителен материјал.

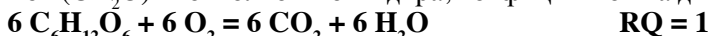
За да може интензитетот на дишењето на различните ткива полесно да се споредува, тој често се изразува со помош на параметрите  $Q_{\text{CO}_2}$  и  $Q_{\text{O}_2}$ . Овие показатели претставуваат количина на издвоен  $\text{CO}_2$ , или примен  $\text{O}_2$ , во ml по 1g сува материја.

Табела 6.4 Интензитет на дишење на различни растенија и органи на 25°C

Растение	ml CO <sub>2</sub> · h <sup>-1</sup> · mg сува материја <sup>-1</sup>
Грашок (суво семе)	1,2 · 10 <sup>-4</sup>
Компир (кртула)	8 · 10 <sup>-2</sup>
Спанаќ (лист)	5
Пченица (врв на коренот)	9
<i>Lilium</i> sp. (полен)	25
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (аеробна клеточна суспензија)	60 - 100

**Коефициент на дишењето, или респираторен коефициент RQ**, претставува однос помеѓу волуменски издвоениот CO<sub>2</sub>, или примениот O<sub>2</sub>, во процесот на дишењето.  $RQ = CO_2/O_2$

Врз основа на коефициентот на дишењето, можно е да се заклучи за составот на супстратот, кој се користи за дишење. Доколку некој јаглехидрат, од типот (CH<sub>2</sub>O)<sub>n</sub> потполно се оксидира, коефициентот на дишењето ќе биде 1.



Ако како супстрат за дишење се користат соединенија релативно сиромашни со кислород, тогаш RQ ќе биде помал од 1. На пример, при оксидација на стеаринска киселина, RQ изнесува 0,69.



Органските киселини, кои се побогати со кислород од јаглехидратите, протеините и липидите, имаат RQ поголем од 1. На пример, при оксидација на јабољчната киселина, RQ изнесува 1,33



**Температурен коефициент на дишењето Q<sub>10</sub>** претставува зголемување на интензитетот на дишењето при зголемена температура за 10°C. Тој се изразува со следната равенка:

$Q_{10} = \frac{\text{Интензитет на дишењето на } t + 10^\circ\text{C}}{\text{Интензитет на дишењето на } t^\circ\text{C}}$

Зголемена температура за 10°C (во интервал од 0-40°C) во поголем број случаи го забрзува дишењето за 2-3 пати (Q<sub>10</sub>=2-3).

## 6.19 Фактори што влијаат на дишењето

### 6.19.1 Надворешни фактори

**Минералните материји** можат посредно или непосредно да влијаат на дишењето. Конструктивните елементи (N, P, S) и некои метали (Fe, Cu, Zn), влегуваат во состав на ензимите на дишењето. Јоните на некои метали можат да бидат активатори на ензимите на дишењето (K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Fe<sup>2+</sup>, Mn<sup>2+</sup>). Други пак, ако се вишок, особено тешките метали, можат да бидат инхибитори (Cu, Ag, Hg, Pb).

Јоните на некои метали можат директно или индиректно да влијаат на дишењето, посебно јоните на алкалните и земноалкалните метали, бидејќи учествуваат во физичко-хемиските особини на протоплазмата, на хидратацијата на некои колоиди, како и на пропустливоста и стабилноста на клеточните мембрани.

**Температурата**, битно влијае врз интензитетот на дишењето. Минималната температура при која се одвива дишењето, се движи под -10°C.



Пупките на некои повеќегодишни растенија, четинари и листопадни дрвја, дишат дури и на температура од  $-22^{\circ}\text{C}$  до  $-25^{\circ}\text{C}$ . Со зголемување на температурата до одредени граници се зголемува и интензитетот на дишењето, и тоа при пониски температури во поголема мера отколку кај повисоки температури.

Оптималната температура за дишење зависи од растителниот вид и се движи околу  $35^{\circ}\text{C}$ . Натамошното зголемување на дишењето доведува до инактивација на ензимите во дишењето, бидејќи на температура од  $45-55^{\circ}\text{C}$  доаѓа до коагулација на протеините.

**Водата** е средина за многу животни процеси, па според тоа, водата не е само продукт на аеробното дишење, туку и многу значајна компонента за секоја жива клетка. Водата ја одржува цитоплазмата во активна состојба и на тој начин влијае врз стимулацијата на сите животни процеси, па според тоа и на дишењето.

Интензитетот на дишењето зависи од степенот на хидратација на колоидите на протоплазмата. Кај растителни видови и органи (семе, постари листови и др.) кои се толерантни спрема губењето вода, интензитетот на дишењето се намалува само во случаи на големи загуби на вода. Наспроти тоа, кај растителни видови и органи кои се помалку отпорни кон дехидратација, интензитетот на дишењето значително ќе се намалува и по незначително губење на водата.

Не само недостатокот туку и вишокот вода во надворешната средина неповолно влијае на дишењето. Во случај земјиштето да е презаситено со вода, размената на гасовите е отежнато. Јаглерод диоксидот во вода добро се раствора, но кислородот слабо. Ако коренот се наоѓа во земјиште, чии пори се исполнети со вода неговото дишење, а со тоа и растењето тогаш е забавено.

**Кислородот** е неопходен за аеробното дишење. Аеробното дишење престанува кога концентрацијата на кислородот се намалува под интервалот од 3% до 5%. Концентрацијата на кислородот, при која почнува и завршува дишењето, се вика **точка на гушење**. Таа е различна за различни растенија и органи.

Одредени растителни видови различно се однесуваат на недостигот на кислород. Така, на пример, растењето на пченката, пченицата и др. е многу чувствително на намалување на концентрацијата на кислород, додека пак во такви услови оризот нормално се развива. Најверојатно, ова може да се објасни со способноста на оризот да се развива и на земјиште кое е потполно заситено со вода, каде содржината на кислородот е намалена. Во деловите на растението кои се развиваат во услови на недостаток на кислород, како што се мил и вода, се создава паренхимско ткиво за спроведување и магационирање на воздухот – **аренхим**. Во аренхимот се наоѓаат многу крупни меѓуклеточни простори, исполнети со воздух. Благодарение на ова ткиво, растенијата (водени и др.) можат нормално да се снабдуваат со кислород и во средини кои се сиромашни со кислород.

При складирање на овошни плодови, концентрацијата на кислородот се одржува на 2 до 3%, а во последно време и на 1,0 до 1,5%, а со зголемување на концентрацијата на  $\text{CO}_2$  од 1 до 5%, понекогаш и повеќе, трајноста на плодите значително се продолжува. На пример, при чување на грозјето се препорачува атмосфера која содржи 2-3%  $\text{CO}_2$  и 2%  $\text{O}_2$ , а при складирање на бананите 5-8%  $\text{CO}_2$  и 4%  $\text{O}_2$ . Во случај да се сака да се постигне побрзо зреење на плодите, тогаш се зголемува температурата и концентрацијата на кислород. На пример, портокалите дозреваат на  $25-26^{\circ}\text{C}$  во атмосфера со 50%  $\text{O}_2$  и 0,1-1,0%  $\text{CO}_2$ .

Аеробните организми настанале во присуство на кислород. Според тоа, ако концентрацијата на кислород во воздухот се зголеми над 21%, може да се предизвика оштетување. Утврдено е дека кислородот, дури и при нормална концентрација во атмосферата може штетно да влијае врз сите организми, но тоа бавно се случува. Поголема концентрација на кислород го инхибира развојот на хлоропластите, ја намалува 'ртливоста на семињата, ја оштетува клеточната мембрана, предизвикува опаѓање на листовите, го намалува собирањето на сувите материи и др.

Влијанието на *јаглеродниот диоксид* врз процесот на дишење е најмногу испитуван на коренот. Зголемена концентрација на  $\text{CO}_2$  неповолно влијае на дишењето, дури и во случај ако атмосферата е богата со кислород. Воопштено, може да се каже дека зголемената концентрација на  $\text{CO}_2$  го забавува процесот на дишење.

Влијанието на *светлината* врз процесот на дишењето е многу сложено. Сè уште не може со сигурност да се утврди дали светлината влијае на дишењето посредно или непосредно. Светлината може посредно да влијае на дишењето, бидејќи ја зголемува температурата или преку фотосинтезата. Посредното дејство на светлината на дишењето добро може да се согледа кај растенија кои се одгледувани при недоволно осветлување.

*Механичките повреди* предизвикуваат промена во рамнотежата на физиолошките процеси, а тоа го зголемуваат интензитетот на дишењето. За да се врати првобитната состојба на организмот, потребни се дополнителна енергија и супстрат, кои се обезбедуваат со зголемување на интензитетот на дишењето. Вакви реакции во клетката се доста чести. Механичките повреди ја стимулираат синтезата на бројни протеини, меѓу кои спаѓат и синтезата на разни ензими кои учествуваат во оксидациските процеси. Истовремено, е забележано и зголемување на бројот на митохондриите. Тоа може да биде многу значајно за зголемување на интензитетот на дишењето, бидејќи помеѓу бројот на митохондриите и метаболичките активности постои тесна корелација.

### 6.19.2 Внатрешни фактори

*Промена на интензитетот на дишењето во текот на растот и развојот на растенијата.* Одредени моменти во текот на животот на растенијата се карактеризираат со различен интензитет на раст и развој, било на растението како целина или на одделни негови органи и ткива. Секоја фаза од растот и развојот се карактеризира со одреден интензитет и квалитет на метаболичките процеси. Од гледна точка на дишењето, во текот на животот на растенијата се разликуваат 5 фази:

**Фаза на мирување.** Се однесува на воздушно суво семе и за пупките во текот на зимата, кога дишењето е сведено на минимум. Во семето како супстрат за дишење, покрај јаглехидрати, се користат и протеини и липиди.

**Ембрионална фаза.** Оваа фаза се среќава во апикалните меристеми на коренот и надземните делови и во ембрионот на семето. Се карактеризира со интензивно дишење, каде RQ е обично малку помал од 1. Продуктите од дишењето во апикалните меристеми не се акумулираат, туку веднаш се вклучуваат во прометот на материите во ткивата на растението. Во поголем број случаи супстрат за дишење се јаглехидрати.

**Фаза на младост.** Се наоѓа во клетките и ткивата во зоната на издолжување на коренот и надземниот дел, во меснатиот дел на младите корени итн. Дишењето во оваа фаза е сè уште интензивно.

**Завршна фаза на раст и развој.** Оваа е фаза во која растенијата, поодделни ткива или органи, го завршуваат својот раст и развој. Во оваа фаза се забележува постепено опаѓање на интензитетот на дишењето.

**Фаза на старост.** Во оваа фаза интензитетот на дишењето нагло се намалува.

Промената на интензитетот на дишењето во текот на онтогенезата на растенијата е резултат на одредени иреверзибилни промени до кои доаѓа во текот на стареењето на протоплазмата.

**Инфекција.** Во ткива кои се нападнати од патогени организми интензитетот на дишењето, во поголем број случаи, значајно се зголемува. Постојат голем број податоци кои ја потврдуваат зголемената активност на ензимите кои учествуваат во процесите на оксидација (фенол-оксидази, цитохром-оксидази, пероксидази) во случаи со инфекција на габи, бактерии или вируси.

## 6.20 Дишењето и фотосинтезата

Според количината на енергијата и според синтезата на органските материи фотосинтезата и дишењето се сосема спротивни процеси. Но, со внимателна анализа, може да се констатира дека овие два процеса имаат многу слични особености. Така, на пример, водата има многу битна улога и во двата процеса. Во фотосинтезата, водата се користи како донатор на  $H^+$  јони, со чија помош на кој се реализира редукцијата на  $CO_2$ , додека кислородот оди во атмосферата. Во процесот на дишење, кислородот од атмосферата служи за оксидација на јаглеродот од супстратот за дишење, додека  $H^+$  од водата, заедно со  $H^+$  јони од супстратот, служи како протон моторна пумпа за синтеза на АТР.

Во овие процеси значителна улога имаат порфирините. Учеството на овие соединенија претставува централна алка во синџирот на процесот на фотосинтезата, односно во фотолизата на водата. Порфирините учествуваат и во завршните етапи во процесот на дишењето односно во оксидацијата на водородот.

Создавањето на органските соединенија во процесот на фотосинтезата, како и нивното разложување во процесите на дишењето, можат да се остварат на повеќе начини во клетката. Интересно е да се каже дека некои од патиштата на создавање на хексозите во процесот на фотосинтеза се многу слични по својот карактер со патиштата на разложување на хексозите во процесот на дишењето. Оваа сличност не се состои само во основните етапи, низ кои секој од овие процеси поминува, туку и во каталитичкиот механизам, со чија помош овие процеси се одвиваат. Анализирајќи ги прикажаните шеми (особено Калвин-овиот циклус и оксидациониот пентозофосфатен циклус), може да се констатира дека основната разлика е во тоа што во процесот на дишењето трансформациите одат во дијаметрално спротивен правец од процесите на фотосинтезата. Од овој пример може да се види дека создавањето на органската материја и акумулацијата на енергија се неразделно поврзани процеси со разложувањето на овие материи и ослободувањето на енергијата. Тоа зборува за размена на материјата како единствен процес на асимилација и дисимилација, односно на синтеза и

разложување. Сето тоа покажува дека фотосинтезата и дишењето се во основа две страни на еден единствен процес: на размена на материјата и енергијата во растенијата.

Табела 6.5 Основни показатели на фотосинтезата и дишењето

Фотосинтеза	Дишење
- создава храна	- ја троши храната
- складира енергија	- ја ослободува енергијата
- користи вода	- ослободува вода
- користи јаглерод диоксид	- ослободува јаглерод диоксид
- ослободува кислород	- користи кислород
- се одвива на светло	- се одвива на светло и темно

Органските материи што содржат енергија, создадени во процесот на фотосинтезата претставуваат материјален извор за сите хетеротрофни организми, но исто така, и за автотрофните за периодот кога не ја остваруваат фотосинтезата.

На крајот ако ја проследиме еволуцијата на оксидо-редукциските процеси, може да се констатира дека процесите што се одвиваат во различните организми и процесите што се одвиваат во еден организам, во основа, имаат заеднички црти. Биохемиските процеси што се одвиваат во живата материја, во основа, претставуваат модификација на исти процеси. Оваа мисла за единството на биохемиските процеси во живата материја е во согласност со теоријата на еволуцијата, според која постои единство на сите живи организми. Според биолошката еволуција, најстар биохемиски процес претставува ферментацијата, што се појавува во најраните етапи во еволуцијата на живата материја. Затоа, и овој тип е најраспространет помеѓу живите организми. Оваа го потврдува и сознанието дека во раните фази од еволуцијата, органската материја на земјата ја имало во изобилство, додека  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  во слободна состојба не постоеле (или барем ги немало во доволно количество). Спрема тоа АТФ и NAD постоеле уште во најраните фази од еволуцијата на живата материја.

Тешко е да се каже кога настанал пентозофосфатниот циклус. Се смета дека неговото настанување е поврзано со намалувањето на пентозите во надворешната средина. Според некои автори, фотосинтезата настанала со усовршување на пентозофосфатниот циклус, бидејќи од него се разликува само во некои дополнителни реакции. Како резултат на фотосинтезата, во Земјината атмосфера доаѓа до ослободување на кислород, а тоа довело до појава на дишењето — односно создавање на реакциите на оксидација во циклусот на трикарбонските киселини. Спрема тоа, дишењето во циклусот на Кребс се смета дека настанало во подоцните фази од еволуцијата на животот на земјата, т.е. после ферментацијата, пентозофосфатниот циклус и фотосинтезата.

## 7. ФИТОХОРМОНИ И РЕГУЛАТОРИ НА РАСТОТ

### 7.1 Поим за фитохормони и регулатори на растот

Онтогенетскиот развој на растителните организми се остварува низ континуираните промени на морфолошката градба и биохемиско-физиолошките функции. Повеќеклеточните организми, кои се состојат од различни органи, претставуваат единствена функционална целина, во која активноста на сите делови меѓусебно се ускладени и заемно зависни.

Онтогенетскиот регулаторен систем кај растенијата се состои од повеќе нивоа на контрола (Спасениски, М. и Гаџовска-Симиќ, С. 2009):

- првата контрола (**интрацелуларна**) се одвива на ниво на клетка и се реализира со помош на функционалните механизми на клетката. Во основа на оваа контрола се наоѓаат биохемиските промени на клетката,
- втората контрола (**интерцелуларна**) е претставена со меѓусебните корелации помеѓу клетките и ткивата. Основни регулатори на интерцелуларните и ендогените координации на развитокот на растенијата се фитохормоните (стимулаторите и инхибитори на растот),
- третата група е условена од дејството на надворешните фактори. Различни надворешни фактори можат да го контролираат развитокот во одделните фази од онтогенезата на растенијата. Регулацијата на внатрешните животни процеси, под дејство на одделни надворешни фактори, се врши преку промените во функционирањето на хормонскиот систем. Овие три типа на контрола се зависни еден од друг и, во најголем број случаи, помеѓу нив постои заемна интеракција.

Координацијата на тие активности ја изведуваат хемиските супстанции, кои се изградуваат во поедини органи и се транспортираат во други, чија што функција на одреден начин се регулира. Такви супстанции, најпрво, се откриени во животните и го добиле називот **хормони**, од грчкиот глагол *hormain*, што значи поттикнува. Кон крајот на XIX век некои филозофи дошле до заклучок дека таквите регулаторни супстанции постојат и кај растенијата.

Германскиот ботаничар Julius Saks во 1880 година, врз основа на проучуваната корелација, заклучил дека некои органи, на пример: врвовите на стеблото, листовите и др. места синтетизираат „супстанции кои формираат органи“. Според Saks, тие супстанции се пренесуваат преку растенијата и влијаат врз формирањето и растењето на новите корени, папки, листови и цветови.

Приближно во исто време (1881), се појавува и делото на Charles Darwin (1809-1882) и Francis Darwin (1848-1925) под името „движења на растенијата“. Од опитите од дотогашните истражувања е констатирано дека постои влијание на еден дел од растението врз растењето на другиот дел од растението. Меѓутоа, дури во триесеттите години на XX век е изолирана една супстанција со регулаторска функција во растењето, која набрзо е и хемиски идентификувана како индолил-3-оцетна киселина. Тоа е првиот растителен хормон, чие постоење е докажано, а во подоцнежните години се пронајдени и многу други природни и синтетички супстанции, кои денес се прифатени под називот фитохормони и регулатори на растот.

## 7.2 Дефиниција и главна одлика на фитохормоните

Фитохормоните се органски супстанции со мала молекуларна маса, кои не спаѓаат во хранливите соединенија, а во многу мали концентрации извршуваат **специфични регулаторски функции**. Тие, во прв ред стимулираат, инхибираат, или на друг начин го модифицираат растењето и развојот. Под хормонална регулација се наоѓаат, не само растењето и развојот, туку и сите други функции на растителниот организам, кои директно или индиректно се поврзани со хормоналниот статус на растението. На хормоналниот статус, во голема мера, влијаат различните надворешни фактори, така што хормоните се, исто така, и **елементи на сигналниот систем**, што ги хармонизира функциите на растенијата со битните делови на нивната околина.

Под фитохормони се подразбираат само природни супстанции, кои се изградуваат во растителниот организам. За разлика од нив, постојат голем број слични синтетички хемиски материи, кои се опфатени со поширок поим - **регулатори на растот**. Често се користи и називот **супстанции за растење**. Секој од овие термини има извесен недостаток, бидејќи не е лесно со еден назив да се опфатат сите комплексни особини на многуте супстанции кои овде спаѓаат. Денес, сепак, најмногу се употребува терминот регулатори на растот, со тоа што фитохормоните се регулатори од природно потекло. Дефиницијата за регулаторите на растот очигледно го содржи и поимот **„биолошко активни материи“**, кој главно се употребува за многу различни супстанции, чија заедничка особина е да дејствуваат во ниски концентрации. Фитохормоните треба да се разликуваат и од витамините, кои исто така, се произведуваат во мали количини во растителните келии. Секој витамин е составен дел на некој коензим и учествува во основните метаболички функции, кои не само што не се посебно поврзани со регулаторскиот развој, туку не се ни специфична одлика на растителните келии.

Фитохормоните опфаќаат неколку класи соединенија кои се меѓусебно добро разграничени според хемиските својства и физиолошкото дејство. Тоа се 5 основни класи: **ауксини, гиберелини, цитокинини, апсцисинска киселина и етилен**. Ауксините, гиберелините и цитокинините претставуваат стимулатори на растот, а апсцисинската киселина и етиленот го забавуваат или инхибираат растењето и се антагонисти на стимулаторите.

Неодамна оваа листа е проширена со најмалку уште четири групи, кои ја сочинуваат **јасмонати, брасиностероиди, олигосахарини и полиамини**. Сепак, постои широк спектар на природни супстанции кои имаат специфична функција кај одредени растителни видови, родови или фамилии, а чија распространетост во растителниот свет е значително поширока отколку што се претпоставувало. Под поимот **„супстанции на растот“** можат да бидат опфатени и метаболити на нижи растенија: алга, мов, папрат, кои се регулатори на нивниот репродуктивен развој, а исто и на метаболити на габи, кои влијаат на вишите растенија.

Фитохормоните и регулаторите на растот може да се користат во растителното производство во земјоделството, овоштарството, шумарството, цвеќарството, како и во други применети науки.

### 7.3 Некои разлики помеѓу растителните и животинските хормони

Терминот „хормон“ е преземен од животинската физиологија. Тој означува активна супстанција која се произведува во посебни жлездни клетки и се транспортира по хормонален пат до некој друг орган и ткиво, во кои се регулира функцијата на специјалните целни клетки. Вака формулиран термин не може да се примени на растителните хормони. Растенијата немаат специфични жлезди во кои хормоните се синтетизираат, туку најверојатно секоја клетка, барем во посебен период од својот живот, има способност да изгради еден или повеќе хормони. Исто така, не постојат (со исклучок во мал број случаи) ни посебни клетки, или клеточни рецептори, туку повеќето од растителните клетки, во некој период од животот, можат да реагираат на хормони.

Транспортот на хормоните се одвива и кај растенијата, иако не е секогаш јасно утврден, бидејќи растенијата немаат хормонален систем. Често, растојанието помеѓу местото на синтезата и местото на дејствувањето на хормонот се многу мали, па е тешко да се констатира транспортот. Тоа се причините поради кои називот „фитохормон“ некое време бил оспоруван. Меѓутоа, разјаснувањето на механизмот на дејството на фитохормоните и нивната суштинска улога во регулацијата на развитокот, кои во принцип се многу слични со дејството на хормоните кај животните, ја оправдува употребата на овој термин. Така може да се смета дека дилемите околу тоа се надминати.

### 7.4 Повеќекратно дејство и интеракција помеѓу хормоните

Една од карактеристиките на растителните хормони е нивното повеќекратно дејство. Додека животинските хормони во поголема мера се специфични во поглед на типот на клетките на кои дејствуваат растителните хормони имаат поширок спектар на активност. Скоро сите хормони делуваат во текот на целиот развој на растението во процесите во различните клетки и органи.

Ефектот на еден хормон на иста клетка може да биде различен, во зависност од стадиумот на развој на клетката. Од таа причина, порано е оспорувана сличноста помеѓу растителните и животинските хормони. Денес е сè позвесно дека постои еден основен механизам на дејство на хормоните на молекуларно ниво, а разликите се својствени на одделните типови клетки. Другата значајна карактеристика се состои во тоа што во секој развоен процес, обично, учествуваат два или повеќе хормони, а крајната морфогенетска реакција зависи од нивната интеракција. Типовите на интеракција можат да бидат слични, од адитивно до синергично, или антагонистичко дејство. Реакцијата исто така, зависи од балансот на хормоните, или од нивното сукцесивното дејствување. Сите овие околности придонесуваат за тоа, поради проучувањето на улогата на хормоните во некои физиолошки процеси, неопходно да се земе предвид целиот хормонален комплекс и неговата динамичка промена.

### 7.5 Ауксини

Ауксините се прва група растителни хормони кои се откриени врз основа на тоа што го стимулираат растењето на растителните организми. Нивниот назив доаѓа од грчкиот глагол *auxein* што значи растење. Физиолошките карактеристики на ауксините подразбираат стимулација и издолжување на колеоптилната трева (овес, пченица, пченка и др.). Но, во различни физиолошки



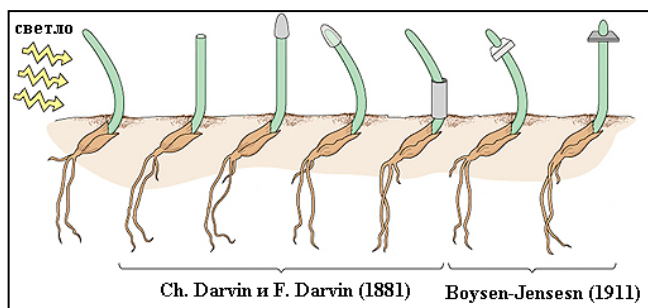
процеси, ауксините имаат многу други ефекти. Според хемискиот состав, главната група ауксини се **индолни соединенија**, меѓу кои централно место ѝ припаѓа на **индолил-3-оцетна киселина**, за која универзално се употребува скратеницата **IAA** (=indoleacetic acid). Во многу растенија како ауксин е присутна и **фенил-3-оцетната киселина** (PAA = phenylacetic acid). Сепак, постои многу голем број **синтетички ауксини**, кои се со различен состав, но според физиолошка функција се слични на природните.

### 7.5.1 Откривање на ауксините

Во 1881 година Charles (1809-1882) и Francis Darwin (1848-1925) го проучувале фототропизмот (свиткување во правец на светлоста) на колеоптилот на тревата *Phalaris canariensis*. Притоа е утврдено дека колеоптилите се свиткуваат кон светлината само ако е врвот осветлен, а ако врвот се покрие или отсеке, не доаѓа до свиткување. Замрачувањето на базалниот дел на колеоптилот не влијае врз свиткувањето. Сепак, свиткувањето не се одвива на врвот, туку многу пониско, при базата на колеоптилот. Поради тоа, е заклучено дека при врвот се јавува некој „стимуланс“ кој се движи надолу и влијае врз свиткувањето на долниот дел од колеоптилот. Дарвинови не го дефинирале прецизно овој „стимуланс“, а дури подоцна истражувачите утврдиле дека се работи за хемиска супстанција.

Воведувањето на терминот „хормон“ во растителната физиологија прв ја предложил Fitting во 1907 и 1909 година, врз основа на проучувањата на различни појави, како што е свиткувањето на колеоптилот, односно влијанието на продуктите на поленовите зрна на растењето на плодникот кај орхидејата; Fitting, всушност, заклучил дека овие појави ги регулираат хемиски фактори.

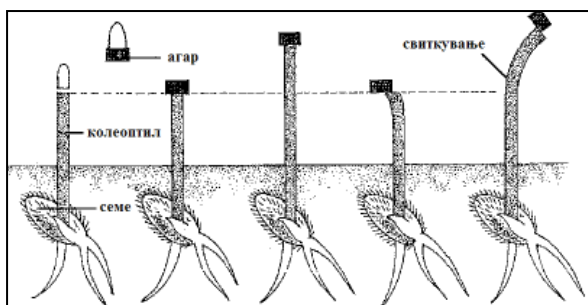
Колеоптилот на овесот (*Avena sativa*) се свиткува спрема светлината и затоа неговата замрачена страна расте побрзо од осветлената. Холандскиот физиолог Boysen Jensen во 1910-1911 година потврдил дека се работи за супстанција која по замрачената страна се движи со дифузија. Овој истражувач го отсекол врвот на колеоптилот, па на пресечената површина вметнал плочка од желатин, преку која врвот бил во контакт со колеоптилот. Се покажало дека колеоптилот реагира на светлина како да е недопрен, но ако наместо желатин се стави лискунска плочка, до свиткување не доаѓа. Причина за тоа е што активната супстанција дифундира кон желатинот, а лискунот го спречува нејзиниот транспорт.



Слика 7.1 Првите резултати во развојот на концепцијата за фитохормоните

Експериментите на Рааlа од 1919 година покажале дека не е неопходно еднострано осветлување за да колеоптилот се свитка. Ако во мракот, отсечениот врв се стави бочно на колеоптилот, супстанцијата која дифундира од врвот предизвикува издолжување на клетките низ кои се пренесува, што доведува до свиткување на колеоптилот на спротивната страна. Тоа е доказ дека врвот на колеоптилот создава супстанција што предизвикува растење на оние клетки до каде е транспортирана.

Истражувањата што ги започнале Charles и Francis Darwin релативно бавно се развивале и поминале повеќе од 40 години додека F. Went, (Utrecht), работејќи од 1926-1928 година со етиолирани колеоптили на овес, ги поставил клучните експерименти. Неговите резултати се сметаат за дефинитивно откритие на хормоните за растење. Went ги отсекол врвните 3mm од млади (72 h) етиолирани колеоптили и 2-3 часа ги држел на коцки агар, и за тоа време хормонот од врвовите дифундирал во агарот. Потоа коцките агар ги ставал на други колеоптили, кои претходно биле декапирани (со отсечен врв). Ако коцката агар, со помош на малку желатин, се прилепи од едната страна, ауксинот дифундира од коцката во ткивото на колеоптилот под неа и предизвикува издолжување на клетките. Покрај нееднаквото издолжување на клетките на двете страни на колеоптилот, тој се свиткува на страната што е спротивна на коцката агар. Аголот на свиткување кој фотографски се регистрира, бил пропорционален со концентрацијата на активните супстанции во коцките, т.е. на бројот на колеоптили кои биле на нив поставени. Оваа постапка е позната како **Went-ов Avena тест** (Слика 7.2). Went активната супстанција ја нарекол **ауксин**. Значењето на овие опити бил голем, бидејќи со нив се прецизирани методите за изолација и квантитативно мерење на ауксините. Набрзо потоа следувало хемиското испитување на активната супстанција, идентификувана како **индол-3-оцетна киселина**. Од тој момент може да се зборува за развојот на модерната наука на растителните хормони.



Слика 7.2 Went-ов Avena тест

### 7.5.2 Хемиска идентификација на ауксините

Првиот биолошки метод за изолација и мерење на еден растителен хормон бил споменатата Went-ова постапка за дифузија во агар. Оваа хормонска фракција го носи називот „дифузабилен ауксин“. Меѓутоа, количината на активната супстанција во агарот е многу мала за хемиски испитувања, па затоа се бараат други извори. Со примена на хроматографија на хартија и едноставни тестови е откриено дека супстанциите со слично дејство се наоѓаат во сите растенија што се анализирани.

Во 1934 година, Kögl, со соработниците, изолирал ауксин од хумана урина, а следната година од квасец, па најпосле тој ауксин е идентификуван како **индол-3-оцетна киселина**. Потоа, Thiman (1935) изолирал ист ауксин од култура на габата *Rhizopus suinus*, а Haagen-Smith добил мала количина кристална супстанција од алкалниот хидролизат на пченкарното брашно. Индол-3-оцетната киселина е веќе познато соединение во хемијата и тоа овозможило да се добие по синтетички пат и да почне широко да се применува во сите испитувања. Во поново време, нејзиното присуство е докажано и во врвот на колеоптилот на овесот со помош на комбинираните методи на гасната хроматографија, масна спектрометрија, со која е дефинитивно идентификуван Darwin-овниот „стимуланс“, како и супстанцијата за која другите истражувачи претпоставувале дека постои. Иако многу анализи на екстрактите кои имаат ауксинска активност не се спроведени до крај, денес повеќе не постои сомнеж дека IAA е главниот ауксин, кој е широко распространет кај вишите растенија, папратите, мововите и алгите.

### 7.5.3 Биосинтеза и метаболизам на ауксините

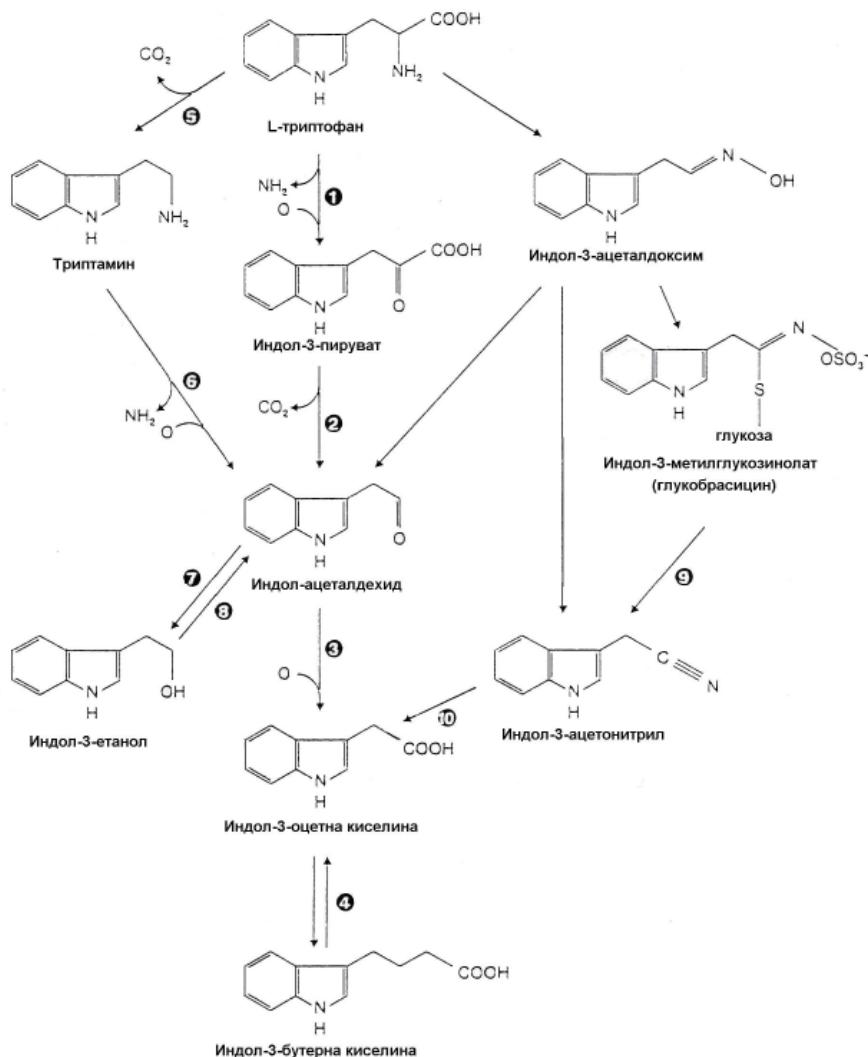
Во текот на релативно долгиот период што поминал од откривањето на ауксините до денес, собрана е огромна количина податоци за нивното физиолошко дејство, врз растењето и развојот на растенијата. И додека, во поглед на основните знаења за ефектите на ауксините, нема многу нови откритија, најновите истражувања значајно придонеле за расветлување на нивниот метаболизам и механизмот на дејствување. Тоа е постигнато, пред сè, благодарение на модерните биохемиски и физичко-хемиски методи за анализа на ендегените хормони со примена на изотопи, како и со користење методи на молекуларната генетика.

Секундарната сличност помеѓу IAA и аминокиселината **триптофан** одамна претставувала основа за претпоставката дека триптофанот е прекурсор на IAA (Sembdner и sor., 1980). Таа претпоставка е поддржана врз основа на експериментите на голем број истражувачи. Кога триптофанот, обележан со помош на радиоактивен изотоп, се додаде на младите растенија или на расечените делови на растенијата, во нив на ист начин се појавува обележената IAA. Екстрактите на многу растенија можат да го конвертираат триптофанот во IAA, а некои од ензимите, кои овој процес го овозможуваат, се делумно прочистени.

Триптофанот се конвертира во IAA преку: 1. **индол-3-пирогроздова киселина** (IPA), 2. преку **триптами** (TAM), 3. или пак преку **индол-3-ацетонитрил** (IAN). При првиот метаболички пат, ензимот на аминотрансферазата, најпрво, ја овозможува оксидативната деаминација на триптофанот, при што се добива индол-3-пирогроздова киселина (IPA); тој ензим не е специфичен, туку исти реакции на деаминација се извршуваат и за фениламинот и тирозинот. Потоа доаѓа до декарбоксилација и се добива **индол-3-ацеталдехид**. (слика 7.3).

Во вториот случај, прво доаѓа до декарбоксилација на триптофанот, при што настанува **TAM**, а потоа до деаминација, со која исто така, се добива **индол-3-ацеталдехид**. Во третиот случај во постапката се вклучува **индол-3-ацеталдоксин**, кој преоѓа во **индол-3-ацетонитрил**. Во првите два случаја, кога ќе се синтетизира индол-3-ацеталдехид, неговата оксидација ја врши NAD-дехидрогеназа и со што настанува IAA.

Во третиот случај, индол-3-ацетонитрил под дејство на нитрилаза директно се трансформира во IAA (Bartel, 1997). Во текот на овој процес, кај одредени растенија се надоврзуваат споредни реакции. Така, делот од IPA реверзибилно се оксидира во индол-3-млечна киселина. Кај многу растенија, индол-3-ацеталдехид се редуцира во индол-3-етанол (триптофол), што е исто така реверзибилна реакција.



Слика 7.3 Патот на биосинтеза на IAA од триптофан. Ензими: 1= триптофан аминотрансфераза, 2= индол-3-пируват декарбоксилаза, 3= индол-3-ацеталдехидна оксидаза, 4= индол-3-бутерна синтетаза, 5= триптофан декарбоксилаза, 6= триптамин аминотрансфераза, 7= индол-3-ацеталдехид редуктаза, 8= индол-3-енол оксидаза, 9= мирозиназа, 10= нитрилаза.

Сите три метаболички патишта од триптофан до IAA се потврдени кај растенијата, но кај некои видови доминира еден, а кај други друг.

Најверојатно, кај повеќето растенија IPA е најчесто интермедијарно соединение. Во експериментите со стебла од домати, во кои како обележувач е користена тешка вода ( $D_2O$ ), Cooney и Nonhebel (1991 г.) е откриен девтериум во триптофан, триптамин, во IPA и IAA. Меѓутоа, само помеѓу обележаната IPA и IAA постои паралелна динамика во концентрацијата. Оттука, е заклучено дека кај домати биосинтезата на IAA се одвива од триптофан по патот на IPA, додека триптофанот се конвертира во триптамин во процесите кои не водат во правец на синтеза на IAA. Триптаминскиот пат е, веројатно, многу помалку распространет кај растенијата. Патот преку IAN е карактеристичен за *Brassicaceae*.

#### 7.5.4 Катаболизам на индол-3-оцетната киселина

Нивото на IAA во растителните ткива не зависи само од активностите на ензимите што учествуваат во синтезата, туку и од процесите што ја инактивираат или деградираат. Индол-3-оцетната киселина се деградира со оксидација, што може да се случи на индолниот прстен без промена на страничниот синцир, или страничниот синцир може да биде оксидативно декарбоксилиран.

Оксидацијата се врши на C-2 атомот на индолниот прстен, со што станува **2-оксиндол-3-оцетна киселина**, која кај некои растенија (пченка) е пронајдена во иста количина како и IAA. Оксиндол-3-оцетната киселина уште еднаш се оксидира на местото 7, каде што потоа со естерска врска се врзува за глукоза; со тоа IAA трајно се отстранува од метаболизмот како инактивиран ауксин (Reinecke, 1990). Кај другите растенија што се испитувани, првиот чекор во оксидацијата на IAA е нејзиното сврзување со аспаргинската киселина, а потоа во комплексна оксидација се претвора во оксиндол-3-оцетна киселина (Tsurumi I Wada, 1990). Кај домати овој оксидативен комплекс се врзува за гликозата и пептидите, по што хормоналните својства иреверзибилно се губат.

Друг начин за деградација на IAA е нејзината декарбоксилација на страничниот синцир на оцетната киселина. Кога на растенијата ќе им се додаде  $1'-^{14}C$ -IAA, тогаш радиоактивноста се јавува во ослободениот  $^{14}CO_2$ , што е доказ за декарбоксилација. Продуктите на декарбоксилацијата се индол-3-метанол, индол-3-алдехид, индол-3-карбоксилна киселина и др. Ензимите кои ја извршуваат оксидативна декарбоксилација на IAA се опфатени со називот **IAA-оксидази**. Се смета дека оваа група опфаќа поголем дел изоензими, кои не се доволно добро окарактеризирани.

#### 7.5.5 Природни ауксини

Од кажаното за биосинтезата и катаболизмот на **индол-3-оцетната киселина (IAA)**, јасно е дека растенијата содржат голем број различни индолни соединенија, што на одреден начин се поврзани со IAA. Интермедијарните соединенија на патот за синтеза на IAA се активни во биолошките тестови како и ауксините, бидејќи растенијата по ензимски пат ги претвора во IAA. Триптофан има многу повеќе во растенијата отколку IAA, бидејќи од тоа само 1% се користи за синтеза на IAA, поради што триптофанот има околу 100 пати послаба активност.

Еден од природните ауксини, кој има големо значење за физиолошката реакција, е **индол-3-бутерната киселина (ИВА)**, која е одамна во употреба, но како синтетички ауксин. Кај вишите растенија е пронајдено дека (ИВА) настанува со конверзија од IAA, со помош на ИВА-синтетаза, а учествува во синтезата на слични конјуганти. Бидејќи ИВА е помалку подложна на деградација од IAA, се смета дека таа има поважна заштитна улога, бидејќи од неа постепено се добива IAA.

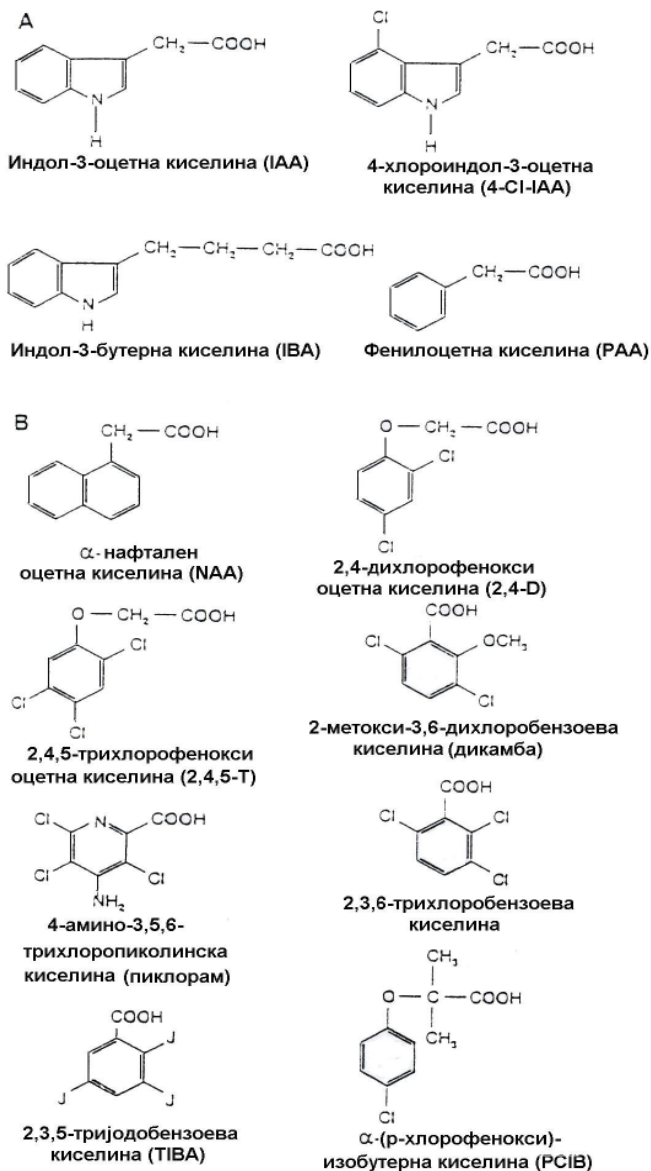
Кај грашокот и кај некои други *Fabaceae* е пронајдена **4-хлоро-индолецетна киселина (4-Cl-IAA)** и **4-Cl-триптофан**, со значајна физиолошка активност. Ова се многу ретки природни соединенија кои содржат хлор. Многу растенија содржат други индолни соединенија со модификација на страничниот синџир, како што се индол-3-пропионска, индол-акрилна, индол-гликолна киселина и др. Сите овие соединенија ја сочинуваат групата **индолни ауксини**, но нивната улога во метаболизмот на IAA не се знае точно.

Природниот растителен ауксин, што нема индолна структура, е **фенил-3-оцетна киселина (РАА)**, што настанува од фениланин во низата реакции кои се аналогни на добивањето на IAA од триптофан. Фенил-оцетната киселина има помала активност од IAA, но е пообилна во растителните ткива. Не се познати специфичните функции на фенил-оцетната киселина, по кои таа се разликува од IAA.

### 7.5.6 Синтетички ауксини

Познати се голем број ауксински аналози, што ги нема во природата, а кои имаат слична физиолошка функција. Тие се разликуваат по хемиската структура, но постои одредена минимална сличност со IAA, што е неопходна за нивната активност. Најпознати синтетички ауксини се следните:

- **Индолни деривати**, се наоѓаат во природата, но се добиваат по синтетички пат и такви се користат при експерименталната работа и во практиката. Самата IAA се произведува синтетички, а освен неа, најмногу се употребува **индол-3-бутерната киселина**, што е посебно ефикасна при оживување на резниците.
- **Нафталенски деривати**, со нафталенски прстен на страничниот синџир на оцетната киселина, чиј претставник е  **$\alpha$ -нафтален-оцетна киселина (NAA)**. Се користи за контрола на опаѓањето на плодовите.
- **Нафтоксидеривати**, најпозната е  **$\beta$ -нафтоксидооцетна киселина (NOAA)**.
- **Феноксидеривати**, меѓу кои се **2,4-дихлорофеноксидооцетна киселина (2,4-D)** и **2,4,5-трихлорофеноксидооцетна киселина (2,4,5-T)**, кои се користат како хербициди со многу силно дејство. Овде спаѓа и **(p-хлорофеноксидо)-изобутерна киселина (PCIB)**, што дејствува како антагонист ауксин.
- **Бензоевидеривати**, чии познати претставници се **2,3,6-трихлоробензоева киселина** и **2,3,5-тријодо бензоева киселина (TIBA)**, како и **2-метокси-3,6-дихлоробензоева киселина (дикамба)**. TIBA е позната како инхибитор на поларениот транспорт на ауксините.



Слика 7.4 Природни (A) и синтетички (B) ауксини

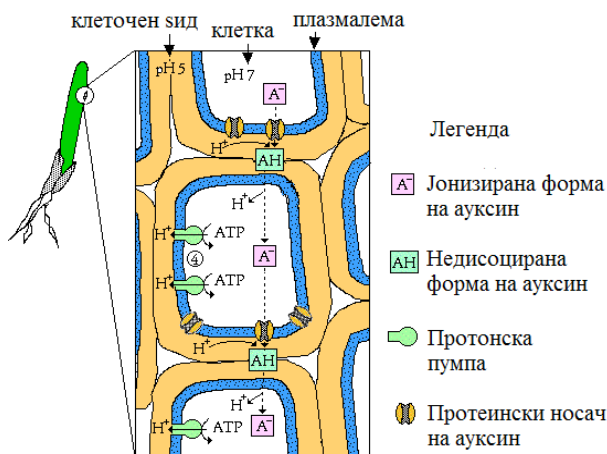
Синтетичките ауксини дејствуваат на многу физиолошки процеси исто како и природните, а често имаат и поголема активност. Сите овие соединенија се одликуваат со постојаност во растителните ткива, бидејќи не подлежат на ензимска деградација како IAA, па во поголема мера се користат за експериментална цел, во биотехнологијата и во земјоделското производство.



### 7.5.7 Транспорт на ауксините

Една од значајните карактеристики на ауксините, според која таа се разликува од останатите хормони, е нивниот строго **поларен транспорт** во аксиларните органи. Во стеблото ауксинот се транспортира во базипетален правец, од морфолошкиот врв кон базата на стеблото, а ист е случајот и со врвниот дел на коренот. Значи, во надземниот дел ауксините се транспортираат **базипетално**, а во подземниот **акропетално**. Базипеталниот транспорт на ауксините има регулаторна функција во некои физиолошки процеси, како што е апикалната доминација, ризогенезата, тропизмот и др. Поларниот транспорт може да се демонстрира кога отсечок на колеоптилот ќе се постави помеѓу два агарни блока, од кои едниот е донатор и содржи радиоактивен ауксин, а другиот е акцептор. Ауксинот, преку колеоптилот, се пренесува од донаторот до акцепторот само ако донаторот е поставен на самиот врв на колеоптилот. Ако отсечокот на колеоптилот се сврти за  $180^\circ$ , ауксинот низ неговите ткива не се транспортира.

Ауксинот се пренесува преку паренхимските клетки на колеоптилот од тревите, а во стеблото на дикотелидоните низ паренхимските клетки, кои се во близина на спроводните ткива. Брзината на транспортот е од  $10\text{--}20\text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ , што е побрзо од проста дифузија. Транспортот се извршува наспроти градиентот на концентрација, тој е спречен во присуство на инхибитори на дишењето и на ниска температура. Сето тоа укажува дека се работи за активен процес. Поларноста на целиот колеоптил ја манифестира поларноста на одредени клетки, што се поставуваат една на друга. Ауксинот не се пренесува низ симпластот, туку во секоја клетка, минувајќи низ клеточниот сид и клеточната мембрана. Во согласност со принципите на секундарниот активен транспорт во растителните клетки, денес е прифатена **хемиосмотска хипотеза за поларниот транспорт на ауксините**. Според таа хипотеза, клеточниот сид има пониска рН во однос на активностите на Р-АТразата што излачува протони, а во таа средина IAA не е дисоцирана. Обликот на IAAH е липофилен молекул и дифундира во клетката низ градиентот на концентрација.



Слика 7.5 Базипетален транспорт на IAA во клетките на зоната на издолжување на колеоптилот

Протонската АТР-аза ја закиселува рН на клеточниот сид. IAA може да навлезе во клетката низ плазмалемата во котранспорт со протоните, или пасивно во форма на неутрален молекул IAA-H. Кога клетката се наоѓа во јонизирана состојба, IAA може да излезе во унипорт со помош на пренесувачи, кои се наоѓаат на базалната страна од клетката. Крајниот резултат од овие транспортни процеси е базипетален транспорт на IAA низ целиот орган, шематски претсавен на сликата 7.5.

Освен тоа, постојат податоци за **секундарен активен транспорт** кој во клетката внесува  $2\text{H}^+ / \text{IAA}^-$ . Во клетката, при рН околу 7, IAA дисоцира и анијонот  $\text{IAA}^-$  веќе не може да излезе слободно низ мембраната, туку само да му помогне на преносителот (Слика 7.5).

### 7.5.8. Физиолошка улога на ауксините

Ауксините учествуваат во различни развојни процеси. Тие влијаат на: издолжувањето, апикалната доминација, диференцијацијата на пупките, појавата на партенокарпија, опаѓањето на листовите и плодовите, делбата на клетките, образувањето на корените, поларност на органите, активност на ензимите и синтезата на нуклеинските киселини.

Од сите физиолошки функции на ауксините, на прво место е стимулативниот ефект на ауксините во издолжувањето на клетките на стеблото и колеоптилот. На таа појава се засновува и функцијата на ауксините во фототропската и геотропската реакција. Ауксините имаат многу важна улога при делбата на клетките, на што се засновува нивното користење како стимулатор во култура растителни клетки и ткива *in vitro*. Стимулацијата на делбата на клетките е и примарен ефект на ауксините во индукцијата на адвентивните корени. Ауксините се едни од главните учесници во корелативната инхибиција на пупките во мирување.

Во согласност со поларниот транспорт на ауксините, во растението се создава таква распределба на ауксините што го спречува развојот на страничните пупки. Така, ако се отстрани апикалната пука (врвот на изданокот), престанува снабдувањето со ауксин, со што неговата концентрација се намалува, а тоа овозможува развој на страничните пупки, т.е. гранење. Оваа појава се користи при режењето и обликувањето на крошните на повеќегодишните дрвја.

Ауксините можат да предизвикаат партенокарпија т.е. образување плодови без копулација на гамети. Ваквите плодови се без семиња. Позната е појавата на партенокарпија кај краставици, домати, јаболки и други култури по употреба на IAA. Се смета дека ауксините го спречуваат опаѓањето на плодовите и листовите. До опаѓање на листовите во нормални прилики доаѓа кога листовите ќе остарет т.е. кога нивото на ауксини во нив ќе опадне. Различни органи, за оптимален раст и развој бараат различна концентрација на ауксини. Оптималната концентрација за раст на терминалната (врвната) пупка изнесува  $10^{-5} \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ , страничните пупки бараат уште пониска концентрација  $10^{-8} \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ , а коренот најниска концентрација  $10^{-10} \text{ mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ .

Според овие специфични манифестации на ауксинската активност, не постои речиси ниту еден развојен процес во растението, во кој ауксините немаат дел, како учесник во сложениот хормонален комплекс што тие процеси ги регулира. Синергијата, антагонизмот и различните видови интеракција со

другите хормони се карактеристични како за ауксините, така и за останатите хормони. Затоа, тешко е нивната функција да се набљудува изолирано едни од други, а исто така зависи и од типот на клетките и од нивниот развоен стадиум.

### 7.5.9 Примена на ауксините

Ауксините имаат голема и значајна улога во процесите на иницијација и формирање на адвентивни корени. Затоа, нивната практична примена во вегетативното размножување на овошките, виновата лоза, декоративни растенија, цвеќе и др. и вжилување на различни типови резници е незаменлива. Посебно поволни резултати се постигнуваат кај култури кај кои иницијацијата и формирањето на адвентивни корени е отежнато.

Предвременото опаѓање на незрели плодови може значајно да влијае на рентабилноста на производството, а е честа појава. Ова предвременно опаѓање на плодовите се јавува кај раните и средно доцните сорти на круши, јаболка, цреша, вишни и др. Ваквата штетна појава значително може да се ублажи со примена на ауксини, кои го спречуваат создавањето на ткива за одвојување и прекинување на спроведувањето на соковите во плодовите. Ауксините со успех се користат и за продолжувањето на мирувањето на вегетативните органи, особено на кртолите од компир.

### 7.6 Гиберелини

Гиберелините се растителни хормони откриени како продукти на габата *Gibberella*, по која го добиле и името. Подоцна е докажано дека тие се наоѓаат во сите виши и нижи растенија. Во оваа група спаѓаат **126** познати соединенија, што во својата структура имаат гибански прстен. За сите гиберелини се употребува ознаката GA (= giberellik acid, giberelna kiselina), со реден број GA<sub>1</sub> до GA<sub>n</sub>. За гиберелинска киселина се употребува GA<sub>3</sub>. Гиберелините учествуваат во речиси сите процеси во растението како значаен учесник во комплексот на растителни хормони. Нивниот универзален ефект (по кој се препознатливи), е стимулацијата за издолжување на стеблото, посебно кај растенијата чие стебло е кратко, како на пример, во однос на мутацијата, или во текот на посебните развојни фази, или заради некои надворешни услови. Тие имаат специфичен ефект во синтезата на ензимите што го хидрализираат резервниот скроб при 'ртењето на семето од житата.

#### 7.6.1 Откривање на гиберелините

Приближно во исто време кога во Европа се изолирани ауксините, а со тоа е поставена основата на науката за растителните хормони, во Јапонија се развивала работата што многу подоцна помогнала за откривање на друга група хормони, **гиберелини**. Првите истражувачи биле јапонски фитопатолози, чие проучување се однесувало на паразитските габи кои предизвикале голема штета на плантажите од ориз. Габата ѝ припаѓа на класата Ascomycetes, нејзиниот конидијален стадиум е *Fusarium moniliforme*, а полниот *Gibberella fujikuroi*. Растенијата на оризот, што се заразени со оваа габа, имаат претерано издолжени интернодии, листовите се со бледо зелена боја, а стеблото им е тенко, има слабо развиени механички елементи и лесно полегнуваат, затоа што не можат да ја издржат тежината на плодовите. Локалниот назив за оваа болест е „bakanae”,

и во превод значи „луди растенија”. Kurosawa во 1926 година ја одгледувал габата *G. fujikuroi* во култура *in vitro* и покажал дека растворот во кој габите растеле содржи супстанции кои кај оризот предизвикувале исти симптоми како и инфекција. Во текот на 1939 година Yabuta од сличен раствор издвоил кристална супстанција која ја нарекол **гиберелин А**. Сите овие резултати на јапонските научници останале целосно непознати заради Втората светска војна. Дури кон средината на педесетите години за нив се заинтересирале две истражувачки групи, во Англија и во Америка, и од филтратот на габата е изолирана супстанција која е наречена **гиберелна киселина**.

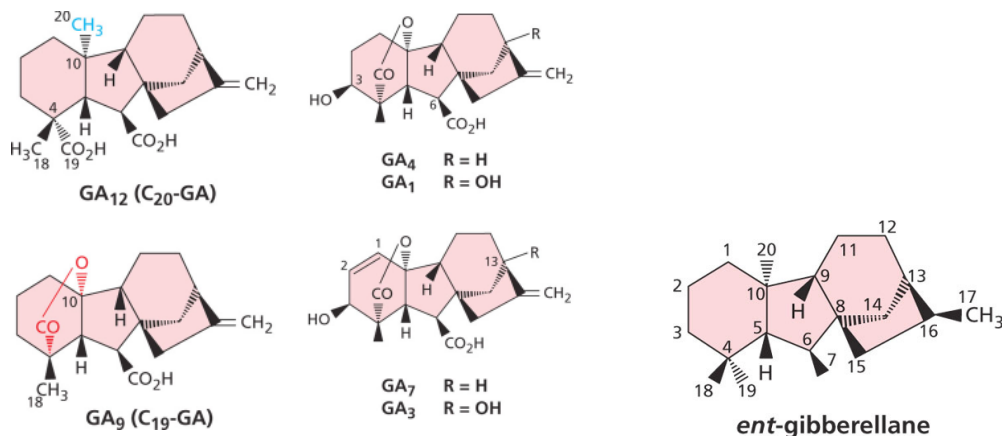
Во меѓувреме, и во Јапонија ја анализирале првобитната изолирана кристална супстанција и утврдиле дека таа се состои од три сродни соединенија, кои се наречени **гиберелин А<sub>1</sub>, А<sub>2</sub> и А<sub>3</sub>**. Бидејќи утврдено дека гиберелин А<sub>3</sub> (GA<sub>3</sub>) и гиберелната киселина се едно исто соединение, и дваите имиња биле задржани.

Сите подоцна откриени гиберелини добивале само нов реден број, според редот на откривање. Гиберелната киселина може да се добие во поголеми количини и тогаш интензивно започнува да се испитува нејзиното дејство врз растенијата. Бидејќи е забележано дека GA<sub>3</sub> индицира или поттикнува некои природни појави во развитокот, се претпоставува дека слични супстанции се присутни и во вишите растенија. Набрзо е утврдено дека екстрактите од вишите растенија содржат супстанции со гиберелинско дејство, а во 1958 година во екстрактот на незрелото семе од грав (*Phaseolus coccineus*) е идентификувана GA<sub>1</sub>. Со тоа, гиберелините добиле статус на посебна група растителни хормони. Со текот на годините, бројот на идентификувани гиберелини постојано растел и тие се изолирани од бактериите, темните и зелени алги, папратите, голосемениците и скриносемениците. Интересно е тоа што гиберелините, освен кај *Giberella*, се пронајдени уште само кај два вида габи, и тоа кај *Sphaceloma manihotikola* и кај *Phaseosphaeria*.

### 7.6.2 Биосинтеза и метаболизам на гиберелините

Растението изградува гиберелини во ткивата кои активно растат, како што се апикалните делови на стеблото, младите листови, корените, незрелите семиња и плодови. Посебно, семињата на многу растенија се активни во синтезата, така што денешните познавања во голем дел се засноваат врз изучувањата на процесите во незрел ендосперм; во екстрахиран безклеточен систем на ендоспермот, каде детално се изучени ензимските реакции во биосинтезата на гиберелините. Од местото на синтеза се транспортираат низ растението во сите правци, од коренот со транспирациски тек, а од апикалните делови низ фломот.

Според хемиската градба, гиберелините се дитерпеноиди со 19 или 20 јаглеродни атоми, што градат тетрацикличен скелет составен од два шесточлени и два петочлени прстени, а некои од нив имаат и дополнителен лактонски прстен. Сите тие може да се претстават како оксидирани продукти со основна структура со C-20, односно C-19 гиберелин, претставени на сликата 47. Гиберелините се разликуваат помеѓу себе по степенот на незаситеност на прстенот А, по бројот и положбата на ОН и COOH групите, како и по присуството или отсуството на лактонскиот прстен. Новите истражувања покажуваат дека се идентификувани 136 гиберелини.



Слика 7.6 Општи формули на гиберелини со (C<sub>20</sub>-GA) и со (C<sub>19</sub>-GA) C атоми

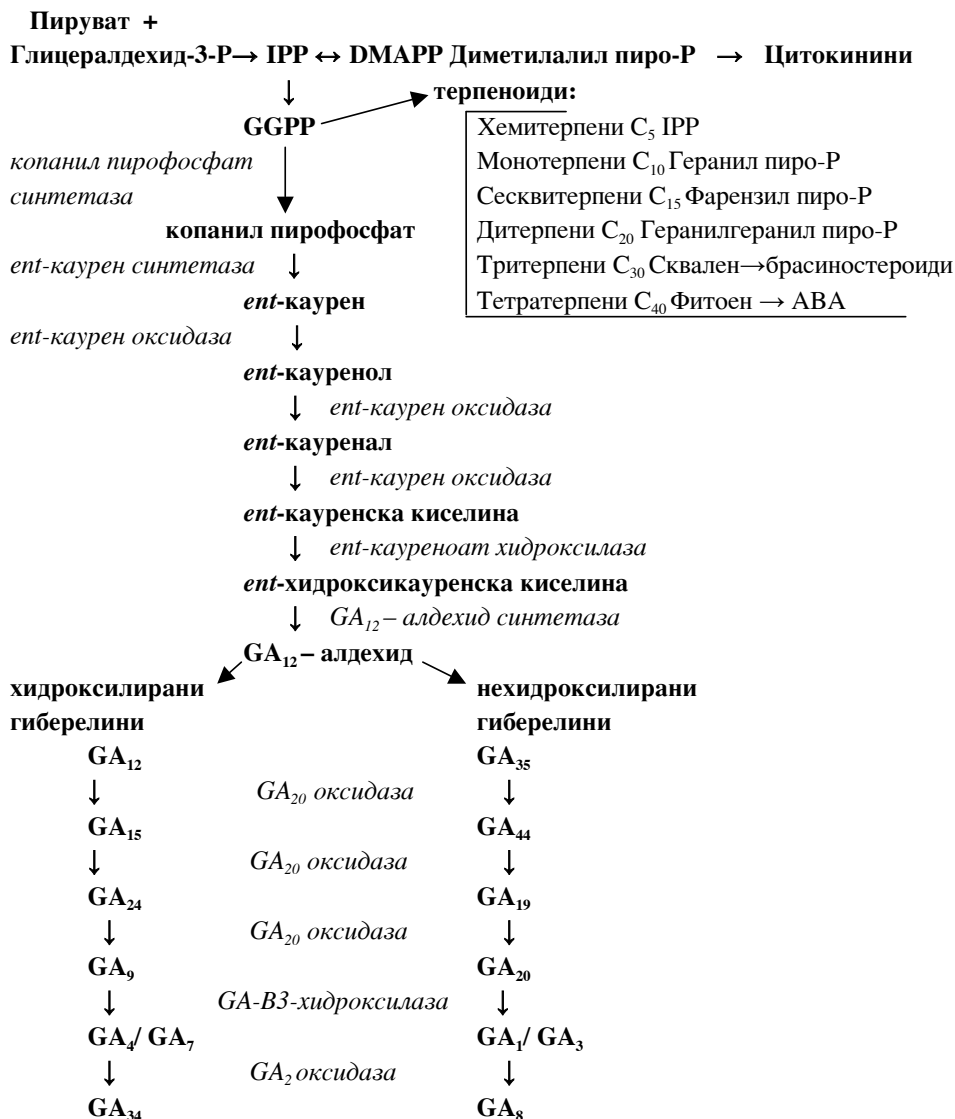
Како и сите терпеноидни соединенија, така и гиберелините настануваат со кондензација на изопренските единици, составени од 5 C атоми. Изопреноидните единици, **изопентил-пирофосфат (IPP)**, настануваат во пропластидите, од **пируват** и **глицералдехид-3-фосфат**. Со сукцесивната кондензација на четирите изопренски единици се формира **геранилгеранил-пирофосфат (GGPP)**, од кој се разгрануваат биосинтетички патишта на различни соединенија.

Патот на синтезата на гиберелините, сепак, се одвојува од останатите терпеноиди во една двостепена реакција на циклизација на GGPP. Со тоа, настанува **ent-копанил-PP**, а потоа тој се оксидира во **ent-каурен**, што е првиот стабилен специфичен прекурсор на гиберелините (Слика 7.7). Целиот процес го извршуваат **ent-копанил-PP** циклаза и **ent-каурен** синтаза, два ензима што, инаку, тешко се раздвојуваат. Сите процеси до тој степен се одвиваат во пропластидите, но не во зрелите хлоропласти. Другиот дел од биосинтезата се состои од неколку оксидациски реакции на **ent-кауренот**, што излегува од пластидите во цитоплазмата. Од него прво настанува алкохол **ent-кауренол**, потоа алдехид **ent-кауренал**, **ent-кауренска**, и на крајот **ent-хидрокси-кауренска киселина**. Од хидрокси кауренската киселина, со контракција на прстенот B, настанува **GA<sub>12</sub>-алдехид**. На биосинтетскиот пат тоа е прво соединение со гиберелинска структура и од него настануваат сите останати гиберелини.

### 7.6.3 Конверзија на GA<sub>12</sub>-алдехидот во други гиберелини

Синтезата на сите гиберелини од еден прекурсор е многу сложен процес, но тој може рационално да се претстави, ако се знаат основните правци на тој процес. Од GA<sub>12</sub>-алдехидот се добиваат во раната фаза три главни патишта на синтеза. Помеѓу нив клучните разлики се состојат во местата на хидроксилација.

**Првиот пат** е карактеристичен по тоа што гиберелините не се хидроксилирани, а почнува со оксидација на GA<sub>12</sub>-алдехидот и соодветната киселина GA<sub>12</sub>, од каде настануваат уште два гиберелини и на крајот GA<sub>9</sub>.



Слика 7.7 Биосинтеза на гиберелините, од IPP, GGPP, до GA<sub>12</sub>-алдеhid, од кој со конверзија настануваат сите други гиберелини

По другиот пат GA<sub>12</sub>-алдеhidот хидроксилира на 3β-јаглеводород и се добива GA<sub>14</sub>-алдеhid, а од него GA<sub>14</sub> и друг 3β-хидроксилиран алдеhid, а на крајот GA<sub>4</sub>.

Третиот пат почнува со хидроксилација на GA<sub>12</sub>-алдеhidот на 13-С атомот, со што се добива GA<sub>5</sub>-алдеhid, а на крајот GA<sub>20</sub>. Овој гиберелин е подложен на подоцна дополнителна хидроксилација на 3β-С атомот, и од него се добива двапати хидроксилиран GA<sub>3</sub>.

Според тоа, врз основа на сврзувањето на ОН групата, гиберелините можат да се поделат на оние што се хидроксилирани, на:

- **3 $\beta$ -С атом,**
- **13-С атом,**
- **3 $\beta$ -С атом и 13-С атом истовремено**
- **не се хидроксилирани, немаат ОН група ниту на еден од двата С атоми.**

Последниот чекор во оваа шема, хидроксилација на 2-С атомот, означува инактивација на гиберелинот. Низовите на гиберелинот што се одвоени спрема местото на хидроксилацијата на почетокот од биосинтетските патишта, постојано ја задржуваат оваа карактеристика на хидроксилната група, но тие остануваат помеѓу себе поврзани, така што речиси на секој степен постои можност за интерконверзија.

Скоро секој гиберелин може да настане на повеќе од еден начин, со тоа што различните растенија користат различни патишта на биосинтеза. Освен општите промени кои се прикажани во шемата, многу гиберелини настануваат дополнително, на пример, внесувањето двојни врски, епоксидација и други промени. Благодарение на интерконверзијата на гиберелините и дополнителните супстанции на разни места, до денес, во целиот растителен свет, засега се докажани **136** различни гиберелини.

Како што е веќе речено, биолошка активност поседуваат само гиберелините со 19-С атоми. Освен тоа, сите активни гиберелини имаат лактонски прстен и ОН група на 3 $\beta$  С-атомот. Со тоа е јасно дека последниот степен во биосинтезата на активните гиберелини се состои во 3 $\beta$  хидроксилација. Тоа е случај со реакциите:



#### 7.6.4 Разлики помеѓу одделни видови растенија

Почетните степени на биосинтезата се исти кај габата *G. fujikuroi* и кај вишите растенија, но во понатамошните реакции и помеѓу растенијата постојат разлики во биосинтетскиот пат и во конечниот состав на гиберелинскиот комплекс.  $GA_3$  кај габата *G. fujikuroi* е главен гиберелин. Во ферменторите во кои габата се одгледува, се насобира неколку грама  $GA_3$  на литар, така што  $GA_3$  се добива со екстракција од тој извор. Растенијата содржат поголем број различни гиберелини. Во семињата можат да се најдат микрограмски количини гиберелин на грам тежина, а во вегетативните органи гиберелинот се наоѓа во нанограми на еден грам. Од над 100 познати гиберелини само мал број се физиолошки активни. **Тоа се  $GA_1$ ,  $GA_3$  и најверојатно  $GA_4$ .** Многу гиберелини не се сами по себе активни, туку такви стануваат во растението, бидејќи во растението се претвораат во активен облик. Тоа се однесува на сите гиберелини кои се наоѓаат на патот на биосинтезата од  $GA_{12}$  до активен гиберелин.

Врз основа на анализата на корелацијата помеѓу структурата и активноста, се смета дека активните гиберелини мора да имаат 19 С-атоми, хидроксилна група во 3 $\beta$  положба и лактонски прстен. Пченката е, засега, единствен вид кај кој е утврден комплетен пат за биосинтеза на гиберелините во вегетативните органи (Kobayashi и сор., 1996). За грашокот, гравот, тиквите и др., познатите податоци се однесуваат на повеќето семиња и безклеточни екстракти.

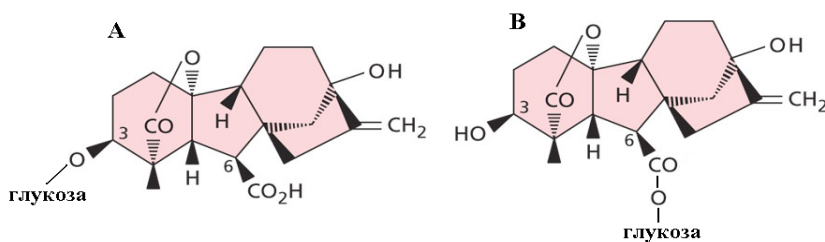


### 7.6.5 Катаболизам на гибберелините

Катаболизмот на гибберелините се состои, главно, во понатамошната хидроксилација. Особено е честа хидроксилацијата на  $2\beta$ -C атомите, а таа е секогаш поврзана со губење на активноста. Најпозната е, на пример,  $GA_1$  која при  $2\beta$ -C хидроксилација преоѓа во  $GA_8$ , со што го губи физиолошкото дејство (слика 49). Ако  $GA_1$  е главен активен гибберелин, тогаш настанувањето на  $GA_8$ , најверојатно е пат по кој тој се инактивира, што е мошне значајно за регулација на процесите во кои гибберелините учествуваат.

### 7.6.6 Конјугирани гибберелини

Освен слободните гибберелини, постои и голем број на конјугирани облици што се наоѓаат во растенијата, или вештачки се синтетизирани. Бидејќи сите гибберелини содржат барем една, (а повеќето две или три карбоксилни групи), а исто така, и извесен број хидроксилни групи, на овие места може да се изгради врска за разни други соединенија со мала молекуларна маса. Ендогените гибберелини се врзани за **глюкопиранозата**, и тоа како **О-глюкозид** преку OH групата, или како **глюкозилни естри** преку COOH групата (слика 50). Бројот на можните конјуганти со глюкозата зависи од бројот на групите за кои таа се врзува. Се смета дека конјугантите на гибберелинот, всушност, се резервни облици, што немаат биолошка активност, освен ако растението не ги хидролизира. Тие се образуваат, главно во семето, а при 'ртењето со ензимска хидролиза повторно се ослободуваат гибберелини (Sembdner и sor.,1994).



### 7.6.7 Физиолошка улога на гибберелините

Дејството на гибберелините во животните процеси кај растенијата е комплексно. Гибберелините влијаат врз: должинското растење, формирањето на цветовите, мирувањето на семето и пупките, апикалната доминација, предизвикуваат партенокарпија, активираат одредени гени.

Најупадлива е улогата на гибберелините во должинското растење. Оваа улога може да се согледа кај цуцестите мутанти и кај растенија, кај кои после одредени физиолошки процеси, доаѓа до цуцест раст, бидејќи кај нив третирањето со гибберелинска киселина во значителна мерка го зголемува растењето. Денес е познато дека кај цуцестите мутанти е пореметена биосинтезата на гибберелините. Во нив, наместо каурен како непосреден прекурсор се формира изокаурен, затоа е намалена синтезата на гибберелини.

Се смета дека гибберелините можат да го поттикнат должинското растење со стимулација на делбата на клетките, или со издолжување на клетките. Кај

некои растенија, тие ја стимулираат делбата на клетките во субапикалните меристеми, додека кај други видови ја поттикнуваат делбата на клетките, но и нивното издолжување.

Гиберелините влијаат на мирувањето на семето и пупките. Забележано е дека кај растенија чие што семе 'рти само по дејствување со црвената светлина, гиберелинската киселина може да предизвика 'ртење на истото и во мрак. Гиберелините имаат значајна улога во прекинувањето на зимското мирувањето на пупките. На тоа укажува високото ниво на гиберелини во пупките пред почетокот на вегетацијата.

Со повеќе експерименти е докажано дека по третирање со гиберелини доаѓа до апикална доминација. Тие можат да предизвикаат и партенокарпија кај домати, краставиците и јаболкото.

Гиберелините имаат специфична улога во индукцијата и *de novo* синтезата на хидролитичките ензими во алеуронскиот слој на житните зрна во процесот на 'ртење. Се смета дека механизмот на стимулација на хидролитичките ензими се одвива на ниво на активација на гени. Во поново време сè повеќе се укажува на тоа дека гиберелините дејствуваат на ниво на транслација.

### 7.6.8 Примена на гиберелините

Гиберелините досега немаат некоја голема практична примена во земјоделската практика, иако со нивната употреба може да се постигнат некои поволни ефекти во одгледувањето на растенијата. Така, на пример, со примена на гиберелини кај некои двогодишни растенија (морков, целер, зелка, шеќерна репа и др.), може да се индуцира цветање уште во првата година, т.е. да се замени ефектот на ниските температури, што во некои случаи може да биде и од големо практично значење.

Кај пивскиот јачмен, со употреба на  $GA_3$  се забрзува и изедначува 'ртењето на зрната. Со примена на гиберелините кај некои растенија се постигнува маскулинација (краставица, коноп и др.) Најактивни во тој поглед се  $GA_3$  и  $GA_4$  и мешавината од  $GA_4$  и  $GA_7$ . Според тоа, гиберелините се употребуваат за добивање на партенокарпни плодови ( $GA_3$ ,  $GA_4$  и  $GA_7$ ), за индукција на цветањето на некои украсни растенија, зголемена должина кај гроздовите на виновата лоза, при што доаѓа до издолжување и зголемување и на гроздовите зрна, а во некои случаи и до зголемување на приносот.

### 7.7 Цитокинини

Цитокинините се фитохормони што се откриени и наречени по способноста да ја стимулираат делбата на клетките - **цитокинеза**. За стимулација на клеточната делба, освен цитокинините се неопходни и ауксините. Како што е случај и кај останатите хормони, така и цитокинините имаат и многу други функции во развојот на растенијата. Сите цитокинини се деривати на пуринската база **аденин**, каде за азотот на местото 6 ( $N^6$ ) се врзуваат разни странични синцири. Постојат синтетички  $N^6$  деривати на аденинот кои покажуваат цитокининска активност. Слаба цитокининска активност имаат некои деривати на уреата. Цитокинините во растенијата можат да бидат слободни или конјугирани со разни шеќери. Една цитокининска база се наоѓа во составот на посебните нуклеотиди на транспортната RNK.

### 7.7.1 Откривање на цитокинините

Првата идеја за постоење на ендогени регулатори за делба на клетките се препишуват на Haberlandt, кој во 1913 година покажал дека дифузатот од флоемот ја стимулира делбата на клетките на паренхимското ткиво на кртолите на компирот. Истиот научник во 1921 година, изучувајќи ги зараснатите рани по повреди на растенијата, утврдил дека до делба на клетките не доаѓа ако површината на раната се измие. Меѓутоа, кога на раната ќе ѝ се стави издробено ткиво, клетките се делат и образуваат калус, со кој раната зарастува. Heberlandt хипотетичната супстанција ја нарекол „**хормон за рани**”.

Van Overbeek и соработниците од 1952 година настојувале да одгледаат во *in vitro* незрели ембриони од татула (*Datura stramonium*), па на хранливата подлога и додавале кокосово млеко, што е течен ендосперм од кокосовиот орех. Со оглед на тоа дека со помош на кокосовото млеко се добиени добри резултати, тоа почнало да се употребува и во други случаи како подлога за одгледување на изолирани растителни ткива. Тогаш, веќе бил познат ауксинот како единствен хормон, но тој не бил доволен за индукција на клеточна делба. Многу истражувачи, во наредните неколку години укажале на тоа дека кокосовото млеко содржи супстанции што ја стимулираат делбата на клетките, а ефектот бил посебно изразен кога е додаден и ауксин. Skoog и соработниците ја проучувале делбата на клетките и на ткивата што се изолирани од сржта на стеблото на тутун. Клеточната срж е многу крупна, со големи вакуоли, а како трајни клетки, тие во растенијата никогаш не се делат. На подлогата на која ѝ е додаден само ауксин, овие клетки донекаде и растеле, но делбата се изведувала само ако со нив било отсечено и васкуларното ткиво. Кога, освен ауксин, бил додаден и аденин, клеточната делба била во извесна мерка стимулирана, иако аденинот бил потребен во исклучително висока концентрација.

Подоцна, следеле истражувања со разни природни и синтетички извори на пурински бази и меѓу нив е употребен и еден препарат од DNK, изолиран од спермата на харинга. Овој препарат имал посебно силен ефект врз делбата на клетките од сржта на тутунот. Крупните клетки на сржта се поделиле на поголем број помали, меристемски клетки. Бројот на клетките пораснал во размер од 1:130. Од препаратите на DNK, во 1955 Miler и соработниците изолирале активна супстанција, која ја нарекле **кинетин**. Кинетинот не е природен составен дел на DNK, туку настанал со деградација на аденинот при автоклавирање. Според хемиската структура, тој претставува **6-фурфурил-аминопурин**. Бидејќи кинетинот е добиен по синтетички пат, многу брзо се развиле истражувањата на клеточната делба и на другите морфогенетски ефекти. Сите супстанции со слично дејство се нарекуваат **цитокинини**.

Природните цитокинини се изолирани дури неколку години подоцна, во лабораторијата на Letham во 1964 година, од незрело семе на пченка во млечна фаза. Активната супстанција, исто така, била N<sup>6</sup>- дериват на аденинот и е наречена **зеатин**.

### 7.7.2 Распространетост на цитокинините во растителниот свет

Цитокинините се широко распространети кај вишите растенија и се откриени во различни органи и ткива. Посебно, многу се застапени во врвот од коренот, на пример, во неколку врвни милиметри ги има дури 40 пати повеќе отколку во базалниот дел на коренот.

Се смета дека коренот е доминантно место за синтеза на цитокинините, од каде во облик на рибозиди, се транспортираат со транспортниот тек во стеблото и листовите. Во коренот е најден зеатин, зеатин-рибозид и зеатин-риботид. Цитокинините се најдени и во камбиумот, со што се објаснува влијанието на васкуларното ткиво врз делбата на клетките од сржта на тутун. Флоемскиот сок на некои растенија содржи зеатин-рибозид.

Друго важно место во синтезата на цитокинините се плодовите што созреваат, посебно ендоспермот на незрелото семе, како што се кокосовото млеко и млекото на незрелата пченка, плодовите на дивниот костен, банани, сливи, орех и др. Цитокинините се најдени кај некои морски алги (*Laminaria digitata*), кај бактериите (*Corynebacterium fascians*, *Rhizobium japonicum*, *Methylobacterium* spp.) кај микоризните габи (*Rhizopogon roseolus* и *Suillus pinetipes*). Пронајдени се во кртолите, кај *Fabaceae* кои се во симбиоза со диазотрофните бактерии (*Rhizobium*). Туморските ткива што предизвикуваат инфекција со *Agrobacterium tumefaciens* произведуваат цитокинини.

### 7.7.3 Биосинтеза и метаболизам на цитокинините

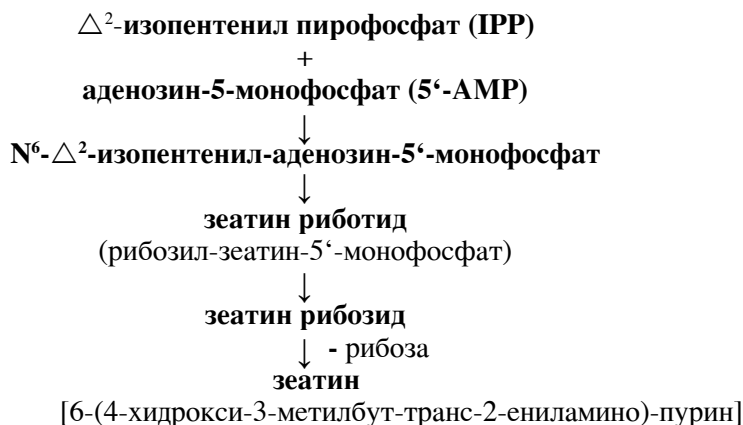
Бидејќи природните цитокинини се деривати на пуринската база аденин, специфичните патишта на нивната биосинтеза почнуваат дури кога аденинот е изграден. Постојат посебни биосинтетски патишта за синтеза на слободните и конјугираните цитокинински бази од една страна, и за цитокинините што влегуваат во состав на RNK, од друга страна (Mok и Mok, 2001).

Кај природните цитокинини, страничниот синцир на местото N<sup>6</sup> е со изопреноидно потекло; него го прави една изопренска единица  $\Delta^2$ -изопентенил пирофосфат (IPP), односно неговиот изомер диметилаллилпирофосфат (DMAPP).

Првиот чекор во синтезата на слободните и конјугирани цитокинини се состои во сврзување на IPP со **аденозин монофосфат** (5'-AMP), со што се добива риботид, **N<sup>6</sup>- $\Delta^2$ -изопентенил-аденозин-5'-монофосфат**.

Со постепени промени, од ова соединение се создаваат други цитокинини. Со модификација на страничниот синцир се добиваат различни нуклеотиди. Со неговата хидроксилација се добива **зеатин риботид**, а потоа **дихидрозеатинриботид**. Со дефосфорилација на овие нуклеотиди се добиват нивните рибозиди, а со губење на рибозата се произведуваат слободни бази. Така, со дефосфорилација на почетното соединение, настанува **N<sup>6</sup>-( $\Delta^2$ -изопентил)-аденозин (=i<sup>6</sup>Ado, 2iP рибозид)**, а со одвојување на рибозата се создава слободната база **N<sup>6</sup>-( $\Delta^2$ -изопентил)-аденин (=i<sup>6</sup>-Ade, 2iP)**, што е многу активен цитокинин.

Од друга страна, со хидроксилацијата на страничниот синцир во почетното соединение, и тоа метил група во *trans* положба, се добива **зеатин риботид** (рибозил-зеатин-5'-монофосфат), што со дефосфорилација дава **зеатин рибозид**. Со губење на рибозата, тој преоѓа во слободна база **зеатин** [6-(4-хидрокси-3-метилбут-транс-2-ениламино)-пурин], што е најраспространет природен цитокинин. *Trans*-зеатинот, со помош на една изометраза, минува во *cis*-зеатин, кој има нешто послаба биолошка активност, но кај многу расетнија се наоѓаат и двата облика. Од зеатинот настанува **дихидрозеатин** и неговиот рибозид.



Слика 7.9 Биосинтеза на цитокинините

Конјугираните облици на цитокинините не се само облик од кој настануваат цитокинините, туку тие можат да се изградат и дополнително од слободните бази. Во нив аденинските бази повторно се врзуваат за рибозата, или за рибоза фосфатот, така што повторно се добиваат нуклеозиди или нуклеотиди. Рибозата е секогаш врзана со  $N^9$ . Се претпоставува дека рибозидите се првенствени облици во кои се транспортираат цитокинините. Цитокинините се конјугираат и со глюкозата, која може да биде врзана со  $N^3$ ,  $N^7$ , или  $N^9$ , како и за  $O^4$  на страничниот синцир. Така, се разликуваат две групи на конјугирани цитокинини: **N-глюкозиди** и **O-глюкозиди**.

N-глюкозидите се многу стабилни и немаат биолошка активност надвор од растенијата. Тие се, најверојатно, облик со кој активните цитокинини се отстрануваат од метаболизмот и не се знае во која мерка ќе можат тие повторно да се употребат.

Наспроти тоа, O-глюкозидите полесно се хидролизираат, со што се ослободува слободна база. Се смета дека тие се главен резервен облик, со чија помош на кој се одржува постојана концентрација на активните цитокинини во растителните клетки. Кога растенијата ќе се третираат со поголема доза на природни или синтетички цитокинини (бензиладенид, кинетин), исто така доаѓа до нивна глюकोзилација, што покажува дека тоа е еден од начините на детоксикација.

#### 7.7.4 Катаболизам на цитокинините

Деградацијата на цитокинините по ензимски пат се состои во отцепувањето на страничниот синцир, при што останува аденин, односно аденозин. Оваа реакција ја изведува **цитокининската оксидаза** и таа е многу важен регулатор за присуството на цитокинините во клетките. Образовањето на глюкозидите со активните цитокинини е, дополнителен начин за нивна деактивација, иако тој процес е реверзибилен.

### 7.7.5 Синтетички цитокинини

Синтетичките цитокинини имаат на местото N<sup>6</sup> фурфурилен прстен, како што е кај **кинетинот** (6-фурфуроламинопурин), или бензолен прстен, како кај **6-бензиламинопурин** (бензиладенин, ВА). Овие цитокинини имаат многу значајно биолошко дејство, како и природните. Бидејќи се добиваат синтетички, нивната цена е достапна, па тие се употребуваат за експериментални цели, или во биотехнологијата. Другите модификации во прстенот можат да доведат до антицитокининска активност, каква што покажува 3-метил-7-(3-метилбутиламино)пиразоло-(4,3D)-пиримидин. Ова соединение се однесува како компетитивен инхибитор на цитокинините.

Во состав на кокосовото млеко, покрај зеатинот, е пронајдена и **тиоуреја** што се покажала како слаб цитокинин. Таа не содржи цитокининско јадро и не е објаснето од каде доаѓа нејзиното дејство. Една синтетичка супстанција, **тидиазурон**, е воведена во употреба како многу силен цитокинин.

### 7.7.6 Физиолошка улога на цитокинините

Цитокинините се одликуваат со многу разновидна физиолошка функција. Тие влијаат врз: делбата и издолжувањето на клетките, синтезата на протеини и RNA, процесот на стареење, транспортот на материите, апикалната доминација, мирувањето на семето, тие се компоненти на tRNA. Цитокинините ја стимулираат делбата и издолжувањето на клетките и, заедно со ауксините, ги регулираат активностите на меристемските ткива. Како за клеточна делба, така и за диференцијацијата, е неопходна соодветна концентрација од двата хормона. Со промената на концентрацијата на цитокининот или ауксинот, во култура на растителни ткива, може да се индуцира диференцијација на корен, односно изданок. При константна концентрација на ауксин од 2 ppm во култура на ткива од тутун а во присуство на 0,02 ppm кинетин, се формираат корени, а при 1 ppm кинетин настануваат изданоци. Ако во хранливата подлога изостане кој било од овие два хормона изостанува делбата на клетките. Цитокинините ја поттикнуваат синтезата на нуклеинските киселини и протеините, поради што е голема можноста тие да се и активатори на одредени гени.

Цитокинините имаат значајна улога во одржувањето на јувинилната состојба кај растенијата, со што ја инхибираат сенесценцијата. Влијаат и врз транспортот на материите. Затоа, помеѓу дејството на цитокинините и интензитетот на метаболичките процеси кај одделни органи постои тесна корелација. Цитокинините можат да го прекинат мирувањето на семето и да влијаат врз апикалната доминација, на тој начин што го поттикнуваат развојот на страничните пупки.

### 7.7.7 Примена на цитокинините

За практични и експериментални цели се користат синтетизирани соединенија, според хемиската структура се доста различни. Заедничка особина им е да ги исполнуваат особените на цитокинините и нивното својствено дејство. Според составот тие можат да се поделат на три групи, во зависност од тоа каква компонента содржат:

1. пуринска база (аденин, гуанин),
2. пиримидинска база (урацил, тимин) или
3. уреа.

Од синтетизираните цитокинини што се користат за експериментални и практични цели најкористени се 6-бензиламинопурин односно бензиладенин. Со истовремено третирање со бензиладенин и ауксин можно е во одредени услови да се намалат губитоците во текот на транспортот или складирањето на некои растенија (карфиол, келј пупчар) и др. Примената на бензиладенинит го стимулира разгранувањето на грашакот, го зголемува бројот на зрна во гроздовите кај виновата лоза, може да влијае на полот, да ја стимулира синтезата на протеини, хлорофил и порастот на листовите.

Најзначајни синтетизирани цитокинини кои содржат пиримидини се: 2-тиоурацил, 6-азурацил, 6-метилурацил и азатимин. Тие се вградуваат во RNK и тоа најинтензивно 2-тиоурацилот. Синтетизираните цитокинини кои содржат уреа (1,3-дифенилуреа и сл.) наоѓаат примена во хортикултурата. Влијаат на пртењето на некои семиња, го забавуваат стареењето и сл.

Цитокинините заедно со некои други фитохормони се редовни состојки во хранливата подлога која се користи за култура на растителни клетки и ткива *in vitro* и на тој начин имаат извонредно важна улога за вегетативното размножување на растенијата

## 7.8 Апсцисинска киселина

Уште во текот на првите истражувања на хормоналните активности во екстрактите на повеќето растенија станало јасно дека, освен ауксинските и гиберелинските активности, во нив се наоѓаат и фракции кои го инхибираат растењето. Една од главните состојки на овие инхибитори е **апсцисинска киселина** (ABA=*abscisic acid*) која со своите деривати прави посебна група на растителни хормони. Апсцисинската киселина се нарекува и „**хормон на стресот**“, бидејќи има многу важна улога како сигнал на стресните услови, кога растението е изложено на дејство на екстремните надворешни услови. Ако е во прашање суша, тогаш таа предизвикува затварање на стомите.

Освен тоа, АВА и соединенијата кои се произведуваат во нејзиниот метаболизам имаат регулаторна улога во фазите на развој кога растението преаѓа од активен развој во фаза на мирување.

### 7.8.1 Откривање и распространетост на апсцисинската киселина

Во педесетите години на минатиот век, при изучување на активностите на ауксините во растителните екстракти со хроматографија на хартија и биолошки тестови, се откриени фракции од екстрактот кој го инхибирал растењето на колеоптилот на овесот или пченицата. Овие фракции се наоѓале непосредно зад зоната во која се наоѓала IAA. Овие непознати супстанции тогаш Bennett-Clark ги нарекол инхибитор  $\beta$  (за разлика од стимулаторот  $\alpha$ ). Подоцна се покажало дека оваа фракција на хроматограмот содржи повеќе соединенија. Притоа и инхибиторите на некои други процеси, имаат иста состојба на хроматограмот. Главната инхибиторна супстанција е идентификувана скоро истовремено во две лаборатории. Wareing и соработниците (1964) во зоната на инхибиторот  $\beta$ , од екстрактите на пупките во мирување од јаворот (*Acer pseudoplatanus*) и брезата (*Betula pubescens*) изолирале активно инхибиторно соединение. Тоа соединение го запира растењето на пупките и предизвикува мирување, или дормантност. Затоа е предложен називот **дормин**. Addicott и соработниците во 1968 година

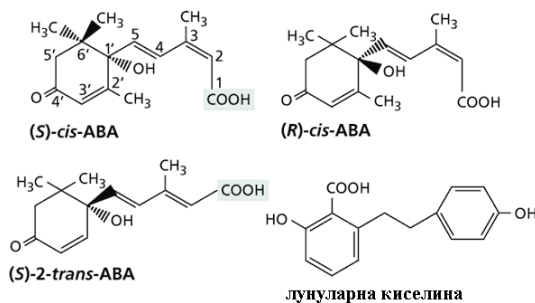


ги испитувале причините за предвременно опаѓање на плодивите од памукот (*Gossypium hirsutum*). Во екстрактите на паднатите плодови се пронајдени значителни количини на инхибитори, кои се наречени **апсцисин**. Хемиските испитувања покажале дека дорминот и апсцидинот се иста супстанција, па и за двете е усвоен називот **апсцисинска киселина**.

Апсцисинската киселина е пронајдена кај сите виши растенија, вклучувајќи ги дикотилните и монокотилните растенија, гимноспермните и папратите. Таа не е пронајдена кај мововите, но *Lunularia cruciata* и другите мовови содржат слична супстанција, позната како **лунуларна киселина**, што има иста функција како инхибитор. Сите растителни ткива содржат АВА во различни количини. Посебно богат извор на АВА претставува авокадото ( $10 \text{ mg kg}^{-1}$ ), која најмногу се користени за проучување на нејзината биосинтеза и метаболизам. Доминантно место на синтезата се клетките кои содржат пластиди, етиопласти, хлоропласти, или амилопласти. Од тие клетки АВА се транспортира во другите делови од растението низ фломот. Таа се синтетизира и во коренот и се пренесува по пат на ксилемот во надземните делови на растението. Количината на АВА во ткивата е под динамична контрола на развојните услови и на одредени надворешни стресни фактори, така што таа е најдобро проучена како сигнален молекул кај растенијата.

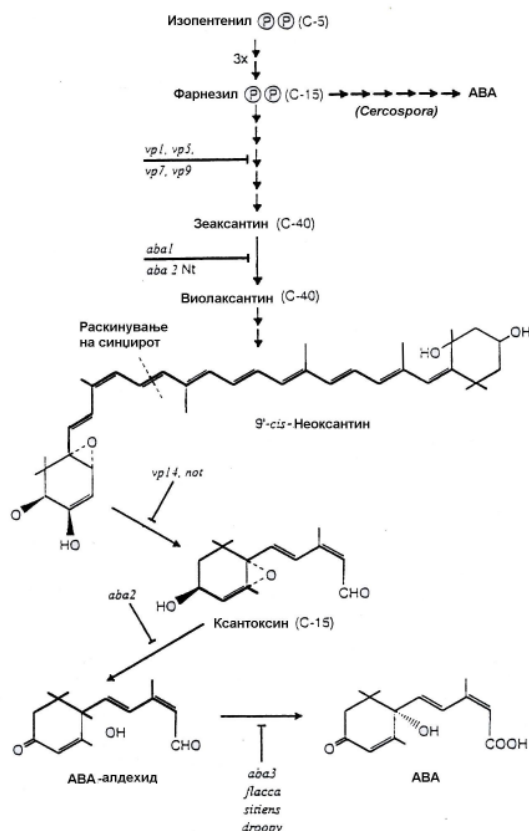
### 7.8.2. Биосинтеза и метаболизам на апсцисинска киселина

Апсцисинската киселина е сесквитерпеноид и се состои од три изопренски единици (C-5). Нејзината емпириската формула е  $\text{C}_{15}\text{H}_{20}\text{O}_4$ , нејзината структура ја прави еден алифатичен прстен со една двојна врска и незаситен страничен синџир со карбоксилна група. Според положбата на карбоксилната група, постои *cis* и *trans* АВА, а само првата е биолошки активна (слика 7.10).



Слика 7.10 Апсцисинска киселина (*cis* и *trans* АВА) и лунуларна киселина

Биосинтезата на апсцисинската киселина се одвива во хлоропластите и во другите пластиди. Почетното соединение е **изопентенил пирофосфат (IPP)**, што настанува од пируватот и глицер-алдехид-3-фосфатот, а почетните степени се исти како и во синтезата на сите терпеноиди. Меѓутоа, понатаму се можни два алтернативни патишта на биосинтезата: директен од **фарнезил пирофосфат** и индиректен од **каротеноиди** (слика 7.11).



Слика 7.11 Биосинтеза на ABA.

Директниот пат е добро проучен кај габите *Cercospora rosikola*, што произведува ABA во многу големи количини, дури 30 mg l<sup>-1</sup> течна подлога за 20 дена. Сепак, биосинтезата на ABA кај габите се разликува од оние кај вишите растенија. Пред сè, габите произведуваат IPP од мевалонатот, а синтезата на ABA се одвива од останатите изопреноиди во стадиумот на фарнезол (C-15). Фарнезолот се циклира и после неколку степени од него настанува ABA. Не е сигурно дека овој пат е застапен кај растенијата, а доколку е, тој има споредна важност. Кај растенијата, фарнезил пирофосфатот се образува на ист начин, но со сврзување на уште една единица IPP преоѓа во геранилгеранил-PP (GGPP), а два GGPP се кондензираат и со тоа започнува биосинтетскиот пат на каротеноидите. Непосредните прекурсори на ABA се ксантофилите **9'-cis-виолаксантин** и **9'-cis-неоксантин**. На тоа место, со специфичен пат на биосинтезата, ABA се одвојува од каротеноидите (слика 7.11). Со распаѓањето на виолаксантинот или неоксантинот настанува смеса од три соединенија. Едно од нив е **ксантоксин**, алдехид што со оксидација преку ABA-алкохолот, преоѓа во ABA. Оваа реакција ја катализира ензимот **монооксигеназа**, што е врзана за **цитохромот P450**. Сите податоци укажуваат на тоа дека овој индиректен пат, преку C-40 соединенијата, во биосинтезата на ABA е доминантно е застапен кај вишите растенија.

### 7.8.3 Инактивација и конјугација на АВА

Апсцисинската киселина е подложна на промени кои ја инактивираат. Еден начин на инактивација е нејзината оксидација, при што преку хидроксиметил-АВА се добива **фазеинска**, а потоа **дихидрофазеинска киселина**. Овие соединенија имаат многу послабо физиолошко дејство од АВА. Според тоа, тие многу често можат да се најдат конјугирани со глукоза. Друг начин за инактивација на АВА е нејзината конјугација со шеќерите. Во незрелите плодови е пронајден  **$\beta$ -D-глюкопиранозил-естар(+)-АВА**, а присуството на овој естер е потврдено во многу растенија. Со алкална хидролиза од него се добива слободна АВА. Овој естар има наполовина послаба активност од АВА, што значи дека делумно се хидролизира и во растителниот материјал. Сепак, во услови кога количината на АВА значително се зголемува, под дејство на губење на водата, количината на глюкозилниот естер не се зголемува, што значи дека тој не е главен извор на слободна АВА. Освен естерската врска, АВА гради и  $\beta$ -глюкопиранозид со глюкозом, што е широко распространет. Конјугацијата на АВА со глюкозом веројатно е иреверзибилна и конјугантите не се биолошки активни.

### 7.8.4 Физиолошка улога на апсцисинската киселина

Апсцисинската киселина во многу процеси на растењето е антагонист на ауксините, гиберелините и цитокинините. Терминот „инхибитор” треба да се сфати условно, бидејќи тој инхибира еден процес, но обично стимулира некој друг. Во повеќето развојни процеси АВА дејствува како составен дел на хормоналниот комплекс и се наоѓа во сложена интеракција со другите хормони. За мерење на нивната биолошка активност се користат многу други тестови за ауксините или гиберелините, со тоа што се мери инхибицијата, или смалувањето на дејството на овие стимулатори. Така, можат да се користат инхибицијата за издолжување на колеоптилот или стеблото, инхибицијата за синтеза на  $\alpha$ -амилаза, или инхибиција за  $\gamma$ -ртење на семето. Затворањето на стомите е, дополнителен, осетлив и специфичен тест за детекција и мерење на АВА.

Иако го добила името врз основа на претпоставеното дејство на апсцисијата на плодовите, АВА не е главен фактор во овој процес. Плодовите на памукот претставуваат посебен случај и се смета дека АВА ја зголемува синтезата на етиленот, што е главен фактор на апсцисија кај повеќето други растенија е. Сепак, името е останато, бидејќи би било непрактично да се менува после толку обилна објавена литература. АВА влијае врз бројни физиолошки функции, како што се: отпорност на растенијата спрема неповолни услови на средината; забрзување на опаѓањето (апсцисија) на листовите и плодовите; го инхибира  $\gamma$ -ртењето на семето, а со тоа го продолжува нивното мирување; влијае врз геотропизмот на органите; го инхибира цветањето на растенијата на долг ден во услови на краток ден.

Учеството на АВА во дормацијата на пупките и денес не се смета за нејзина примарна функција. Дормантноста зависи од балансот на хормоните, а АВА не е во тоа клучен фактор. Главната функција на АВА го оправдува нејзиниот назив „стресен хормон” бидејќи таа посредува во реакцијата на растенијата во стресни услови. Во однос на тоа, таа е поврзана за водниот режим на растенијата, каде што таа претставува сигнал за негативен воден потенцијал и специфично

дејствува на затварањето на стомите во сушни услови. Во развитокот на семето има повеќекратно дејство, таа влијае на развитокот и dormацијата на ембрионот, на синтезата на резервните протеини и котиледоните и на толеранцијата спрема губењето на водата.

Забележано е дека во текот на есента, со намалување на температурата, во озима пченица се зголемува нивото на АВА за 2-3 пати, што е зависно од гентопиоп на културата. Во врска со тоа, се смета дека постои позитивна корелација помеѓу нивото на апсцисинската киселина и отпорноста на растенијата спрема ниски температури. Со стареењето на листовите, се намалува количината на ауксини и гиберелини во нив, а се зголемува количината на АВА, така што во стари и пожолтени листови количината на апсцисинската киселина може да се зголеми за 10-15 пати.

Познато е дека опстанокот на растенијата во неповолни услови на наворешната средина, во голема мерка зависи од способноста за намалување на животните процеси, дури и нивно намалување на минимум. Во тоа, големо влијание има апсцисинската киселина што може да се смета како општ инхидитир на одредени биохемиски и физиолошки процеси, т.е. како антагонист на ендогените хормонални стимулатори. Затоа, се смета дека АВА ја одржува хомеостатската состојба на растенијата во неповолни услови на средината.

### **7.8.5 Примена на апсцисинската киселина**

Апсцисинската киселина до денес нема широка примена во земјоделската практика и во одгледувањето на растенијата пошироко. Постојат обиди да се користи како антитранспират. Бидејќи е потврдена корелацијата помеѓу содржината на Апсцисинската киселина и отпорноста на растенијата спрема суша, во поново време на овој хормон му се посветува особено големо внимание кога се врши селекција на растенијата за отпорност спрема суша.

### **7.9 Етилен**

Етиленот според многу карактеристики, претставува посебна појава меѓу растителните хормони. Прво, тоа е единствен хормон што на физиолошка температура се наоѓа во гасовитата состојба. Второ, сите останати хормони спаѓаат во групата на сродни соединенија, додека етиленот е единствена супстанција на својот вид, што по биохемиското и физиолошкото дејство се издвојува како самостојна единица. Бидејќи во некои процеси претставува антагонист на стимулаторите на растење, етиленот често се вбројува меѓу инхибиторите. Меѓутоа таквата класификација треба да се сфати условно. Етиленот го инхибира растењето на стеблото, но го стимулира процесот што одвива на крајот од вегетациониот период, како што се созревањето на плодовите, опаѓањето на листовите и стареењето. Во овоштарската и хортикултурната практика етиленот се користи за забрзување на природните процеси, кои инаку, тој ги регулира. Затоа се применуваат соединенија (етрел, етефон) со кои растенијата, (или оделни делови на растението), се прскаат, а кои во ткивата ослободуваат етилен.

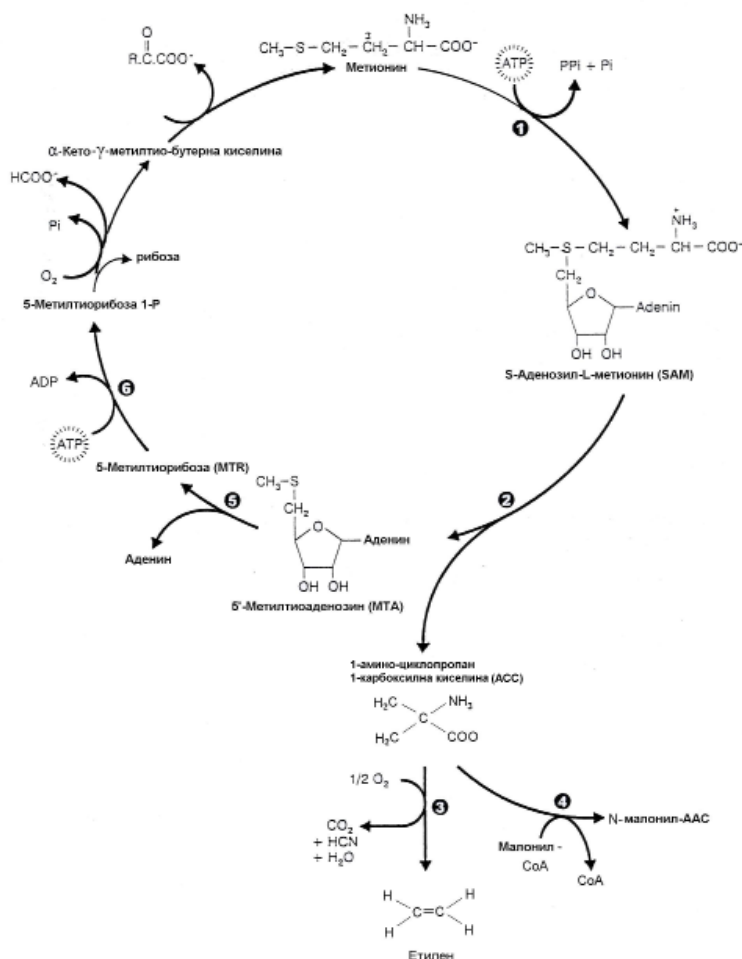
#### **7.9.1 Откривање на етиленот**

Одредени ефекти од етиленот врз растенијата биле познати уште многу одамна, иако тогаш не се знаела нивната причина. Така, е забележано дека

Кинезите палеле темјан за да го забрзаат созревањето на плодовите, но денес тоа се објаснува со тоа што во чаdot на темјанот се наоѓа мала количина етилен. Во текот на XIX век веќе биле опишани неколку случаи со опаѓање на листовите од уличниот дрворед, бидејќи во близина во гасот за осветлување кој излегувал од цревото на уличните канделабри, се наоѓаат, одредени количини етилен. Слични случаи се забележани во стакленици што се загревале со помош на нафта. Меѓутоа, етиленот како причинител на овие феномени е идентификуван дури во почетокот на XX век (1901), кога рускиот научник D.N. Neljubov, изучувајќи ја гравитропската реакција на стеблата од грашокот во лабораториски услови, забележал дека младите етиолирани фиданки не се исправени, туку врвниот дел (третата интернодија) се свиткува и расте хоризонтално. Освен тоа, издолжувањето на стеблото било инхибирано, но свитканиот дел бил задебелен. Причината за оваа „тројна реакција“ на стеблото била во присуството на етилен во смесата на светлечкиот гас. Во добро проветрена лабораторија ваквите ефекти не се повторувале. Видливиот ефект е забележан дури и при концентрација од 0,06 делови на етилен на милион делови воздух. Во дваесеттите години повторно пораснал интересот за изучување на етиленот, кога е откриено дека тој го предизвикува созревањето на плодовите (банани, лимони и други плодови), но и дека зрелите плодови го испуштаат. Така е откриено објаснувањето за одамна познатата појава дека зрелите плодови го забрзуваат созревањето на незрелите, ако се најдат во ист затворен простор. Во триесеттите години, веќе станало јасно дека плодовите, цветовите, листовите, корените и семињата на многу растенија произведуваат етилен. Но, дури со воведување на гасна хроматографија за анализа на етиленот (Burg и Burg, 1968), биле потврдени овие податоци. Врз таа основа се смета дека значењето на етиленот за растот и развојот е многу голем, и затоа тој бил признаен како посебен растителен хормон.

### 7.9.2 Биосинтеза и метаболизам на етиленот

Етиленот ( $\text{CH}_2=\text{CH}_2$ ) е првиот член на хомологниот ред на незаситени јаглеводороди (олефини), полесен е од воздухот, со молекуларна маса 28,05. Тој е безбоен гас, со слаб етерски мирис, со температура на топење од  $103^\circ\text{C}$ . Двојната врска во неговиот молекул дава три апсорпциски максимуми во ултравиолетната област (161, 166, 175nm). Биосинтезата на етиленот долго била непознат процес, а се разјаснила дури по седумдесеттите години (Yang и Hoffman, 1984). Прекурсорот на етиленот е аминокиселината **L-метионин** (слика 7.12) од чиј што трет и четврт јаглороден атом настанува етиленот. C-1 атомот дава  $\text{CO}_2$ , а дел од молекулата на метионин со сулфурот се задржува во ткивата и се користи за цикличен процес за регенерација на метионинот (Yang-ов циклус). Биосинтезата вклучува две клучни соединенија **S-аденозил метионин (SAM)** и **1-амино-циклопропан-1-карбоксилна киселина (ACC)**. Првата реакција во биосинтезата се состои во активирањето на метионинот со помош на ATP, во која се произведува SAM и се одвојува пирофосфат и  $\text{P}_i$ . Оваа реакција ја извршува ензимот **SAM-синтетаза** (ATP:метионин-аденозин-трансфераза).



Слика 7.12 Биосинтеза на етилен (Yang-ов циклус). Ензими: 1= SAM синтетаза, 2= ACC синтетаза, 3= ACC оксидаза, 4= ACC-малонол трансфераза, 5= MTA нуклеозидаза, 6= MTR киназа.

Во вториот степен на биосинтезата, S-аденозил-метионин (SAM) се претвора во две соединенија; првото е непосредниот прекурсор на етиленот ACC, а второто е **5'-метил тиаденозин (MTA)**. Оваа реакција ја извршува ензимот **ACC синтаза**. ACC е многу важен степен за синтезата на етиленот. Последниот степен во синтезата на етиленот е оксидацијата на ACC, за што се потребни аеробни услови. Процесот е катализиран од еден ензим диоксигеназа, која е зависна од Fe и аскорбат. Тоа е **ACC-оксидаза**, што освен тоа, произведува уште и CO<sub>2</sub> од C-1 карбоксилната група и HCN од аминогрупата врзана за C-2 атомот. Во една ваква ефикасна реакција доаѓа до детоксификација на цијанидот, при што настануваат други, (нетоксични) соединенија.

Од друга страна, остатокот на метионинот, МТА, подлежи на **рециклажа во метионин**. Во тој циклус од (МТА), прво се одвојува аденинот, потоа рибозата, а метил групата и јаглеродниот атом, што се врзани за сулфурот, се кондензираат со аминокиселинскиот хомосерин и создаваат метионин. Регенерацијата на метионинот е важна за целиот процес на синтезата на етиленот, бидејќи оваа аминокиселина не е во изобилство во клетките и, кога не би се обновувала, би била брзо исцрпена. Степенот, во кој најчесто се врши регулацијата и биосинтезата на етиленот, е АСС синтазата, со што количината на АСС е ограничувачки фактор за произведување на етиленот. Ако егзогената АСС се додаде на растителните ткива, од него многу брзо ќе се произведе етилен што може или да се мери, или да се забележи по биолошката реакција. АСС е подложен на реакција во која иреверзибилно се врзува за N-малонин, со што се намалува производството на етилен.

Биосинтезата на етиленот се зголемува под дејство на некои надворешни фактори, особено во услови на стрес, како што е нападот од некои паразитски габи. Третманот на растенијата со ауксини предизвикува зголемена синтеза на етилен, што долго време се сметало како можно објаснување за инхибиторното дејство на ауксините.

### 7.9.3. Физиолошка улога на етиленот

Врз основа на досегашните истражувања, може да се заклучи дека етиленот влијае врз бројни физиолошки процеси во растенијата, како: го инхибира издолжувањето на фиданката и коренот; го стимулира климактеричното дишење; го инхибира базипеталниот и латералниот транспорт на ауксините; ја стимулира синтезата на АВА, а со тоа и опаѓањето на листовите и плодовите; го забрзува созревањето на плодовите; го модифицира полот на цветот; го стимулира образувањето на кореновите влекненца и на латералните корени; го индуцира образувањето на цветовите; влијае врз синтезата на антоцијаните и каротеноидите; го поттикнува ртењето на семињата на некои растенија.

Инхибиторното дејство на етиленот зависи од староста на растителното ткиво. Во апикалниот меристем на грашок ја инхибира синтезата на ДНК и делбата на клетките. Во зоната на издолжување на стеблото, етиленот го намалува издолжувањето на клетките, но не и нивната големина. Бидејќи етиленот го инхибира издолжувањето на клетките, се смета за антагонист на хормоните што овој процес го стимулираат. Гиберелините, ауксините и цитокинините ја стимулираат синтезата на етиленот. Истовремено етиленот ја регулира нивната концентрација и, на тој начин, се оневозможува претераниот раст на ткивата и органите. Особено добро е проучено заемното дејство на ауксините со етиленот. Со намалување на ауксините, се намалува и содржината на етиленот, и обратно. Со многу опити е утврдено дека етиленот го намалува нивото на транспорт на ауксините во растенијата и ја зголемува активноста на ауксин оксидазата.

Продукцијата на етилен во плодовите, во најголем број случаи, се случува пред климактериумот. Ова укажува дека етиленот се наоѓа на почетокот на реакцискиот синџир што прдонесува за зреење на плодовите.

Етиленот заедно со IAA, ја условува апикалната доминација. Тој во страничните пупки дејствува како инхибитор и, на тој начин го спречува нивното избивање.



Нивото на етилен во растенијата зависи и од надворешните услови. Во услови на недостаток на вода, синтезата на етилен може повеќекратно да се зголеми. Во тој случај, опаѓањето на листовите и плодовите се објаснува како последица на зголеменото ниво на етилен. Оваа појава претставува одбранбен механизам на растенијата, чија цел е намалување на транспирациската површина во услови на недостаток на вода.

Етиленот е растворлив во вода, речиси пет пати порастворлив од кислородот. Тој е неполарен и липофилен молекул и затоа може да помине низ клеточната мембрана. Поради тоа, се смета дека местото на неговото дејствување се наоѓа во близина на местото на неговата синтеза. Од клетките се ослободува како гас. Тој е присутен во интерцелуларните простори, ксилемот и флоемот, а се ослободува преку стомите и, на тој начин, дејствува на растенијата што се наоѓаат во непосредна близина.

#### 7.9.4. Примена на етиленот

Етиленот многу одамна се користи за забрзување на зреењето на плодовите во затворен простор, особено кај јаболките, бананите и лимоните. Бидејќи етиленот е гас, тешко може да се примени во слободниот простор. Затоа, денес постојат голем број растворливи супстанции што растенијата лесно можат да ги примат преку надземните органи и коренот, а кои во растенијата брзо се разградуваат и создаваат етилен. Како пример може да се наведе 2-хлороетилен фосфорна киселина и некои други соединенија што се откриени во поново време. Овие супстанции имаат различни комерцијални имиња. Со нивната примена во растенијата се зголемува нивото на етиленот, заради што се нарекуваат „етилен генератори“ (Етрел, Етафон, СЕР, СЕРА и др.). Етиленот денес широко се употребува за дозревање на портокалите на температура од 25 до 28°C од 50 до 60 часа во атмосфера, која содржи 50% O<sub>2</sub>, 0-1% CO<sub>2</sub> и 1-2% етилен.

#### 7.10 Останати природни и синтетички супстанции за растење

Освен веќе добро изучените фитохормони: ауксини, гибберелини, цитокинини апсцисинска киселина и етилен, во поново време се откриени повеќе природни, или по вештачки пат синтетизирани соединенија, чие дејство не е доволно проучено, а имаат регулаторски ефекти во животните процеси кај растенијата.

Под супстанции за растење се подразбираат сите оние органски соединенија кои во ниски концентрации стимулираат, инхибираат или квантитативно го менуваат растењето, а нивниот ефект не е последица на нивните хранливи вредности, или од присуството на есенцијалните елементи. Од ова произлегува дека поимот супстанции за растење во себе го содржи поимот фитохормони, чие дејство е разгледано во претходните поглавја.

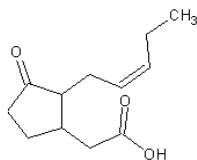
##### 7.10.1. Јасмонати

Јасмонати се група од повеќе сродни соединенија, што се деривати на (-)-**јасмонската киселина** (JA= *jasmonic acid*) и изомери на (+)-7-изојасмонската киселина (7-izo-JA). Името го добиле по јасминот (*Jasminum grandiflorum*), каде најпрво е откриен метил-естар на јасмонската киселина (MeJA) како главна мирисна состојка на етерското масло. Други важни соединенија се

**кукурбинската киселина** изолирана од семе на тиква (*Cucurbita pepo*) и **туберинската киселина** од листови на тутун (*Solanum tuberosum*). Биохемиско-физиолошките истражувања укажуваат дека овие соединенија имаат значајна улога во регулаторните функции во развојот на растенијата, па затоа со право за нив се зборува како за нови природни регулатори на растот.

Испарливиот метил естер на јасмонската киселина бил познат уште од шеесетите години кога е откриен како главна миризлива компонента на етерските масла од јасминот, рузмаринот (*Rusmarinus officinalis*), пелинот (*Artemisia absinthium*) и некои други растенија. Јасмонската киселина првобитно е изолирана од филтрат на габата *Lasiodiplodia theobromae* и од некои други габи, а потоа нејзиното присуство е докажано и кај алгите *Euglena*, *Chlorella*, *Spirulina*, за на кајот да се потврди дека таа се наоѓа кај сите виши растенија кои биле испитувани (папрати, четинари и ангиосперми).

Основната хемиска структура на јасмонатите има карактер на циклопентанов прстен, со различни супституции на C-3 и C-7 атомите. Јасмонатите се деривати на линоленската киселина, која е позната како составен дел од липидната компонента на клеточната мембрана.



Слика 7.13 Структурна формула на јасмонската киселина

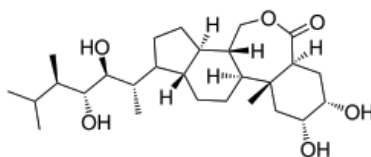
Конјугирани јасмонати често се наоѓаат во растенијата. Најраспространети се конјугатите со аминокиселините, што настануваат со формирање пептидна врска на карбоксилната група. Со гликозата формираат **О-глукозиди**, како и глукозилни естри. Јасмонатите се создаваат скоро во сите органи на растението, посебно во деловите кои растат, како што се врвот на фиданката, врвот на коренот, млади листови, незрели плодови. Според истражувачките податоци, еден дел од синтезата се одвива во хлоропластите. Се смета дека јасмонатите се транспортираат низ фломот.

Физиолошкото дејството на јасмонатите во растенијата е во инхибиција на растењето на стеблото, коренот и клетките во култура, во ртењето на семето и поленот, во формирањето на цветните пупки и ембриогенезата, како и во фотосинтезата и во синтезата на пигменти. На клеточно ниво, тие ја инхибираат делбата и издолжувањето на клетките, но ја стимулираат експанзијата. Имаат значајно позитивно дејство врз туберизацијата, на пример на компирот, на образување на коренските кртоли, луковици и општо на органите за презимување и магационирање. Тие дејствуваат и на паѓањето на листовите (апсцисија), на стареењето и деградацијата на хлорофилот, на затварањето на стомите и на дишењето.

Јасмонатите го инхибираат растењето, а притоа се наоѓаат во најголема концентрација токму во органите кои растат. Оваа констатација можела да се објасни по откривањето на нивната фундаментална функција во растенијата, по што и се признати како регулаторни супстанции, а тоа е нивното влијание врз експресијата на гените во синтезата на протеините.

### 7.10.2 Брасиностероиди

Познато е дека стероидните хормони имаат важна улога во регулацијата на репродуктивните и другите функции на цицачите. Иако растенијата содржат соединенија кои се многу слични на анималните стероидни хормони, сè до седумдесеттите години немало сигурни докази дека таквите соединенија предизвикуваат хормонални ефекти и кај растенијата. Бидејќи се откриени во екстрактите на полен од *Brassica napus*, стероидните фракции со заедничко име се наречени **брасини**. Од овие фракции подоцна се издвоени активни соединенија наречени **брасиностероиди**. Брасиностероидите настануваат со модификација на постоечките стероли. Почетното соединение е кампестерол, од кој со постепена модификација настануваат брасиностероидите, чиј последен член е **брасинолидот**.



Слика 7.14 Структурна формула на брасинолид

Се смета дека постојат околу 40 брасиностероиди, што претставуваат една група на ендогени хормони. Тие, самостојно или во интеракција со другите хормони, го модулираат растењето и развојните процеси кај сите растителни видови. Брасиностероидите го стимулираат растењето на стеблата на многу растенија и по тој ефект тешко можат да се разликуваат од ауксините и гиберелините. Постојат два специфични биолошки теста за брасиностероидите: издолжување на втората интернодија на гравот и промена на положбата на лиската на оризот во однос на стеблото (инклинација). Овие два теста можат успешно да се користат за разликување од другите хормони, а најактивен од сите брасиностероиди е брасинолидот.

### 7.10.3 Олигосахарини

Олигосахарините се јаглени хидрати со краток синцир, што во ниски концентрации дејствуваат како сигнални молекули за растење и развој на растенијата, а дејствуваат и како елицитори во одбранбените реакции. Нивното дејство е тесно поврзано со хормоните во морфогенетските процеси. Откривањето на олигосахарините овозможило активноста на хормоните во некои процеси да се согледа во ново светло, иако нивниот механизам на дејство сè уште не е познат во целост. Во одбранбените реакции, олигосахаридите се посредници помеѓу патогените фактори и системот на заштита, во кој учествуваат и јасмонската киселина, салицилната киселина, и други соединенија. Во тие процеси, олигосахарините индуцираат активност на извесни гени, кои ја регулираат синтезата на заштитни соединенија. Сето ова го оправдува сместувањето на олигосахарините во групата на **регулатори со сигнална функција**. Структурните полисахарини се есенцијални составни компоненти на клетките кои растат, бидејќи влегуваат во составниот дел на клеточниот сид. Клеточните сидови постојано се разградуваат и се обновуваат при механички

повреди или оштетувања од напад на патогените организми. Притоа, одредено количество на олигосахарини постојано се наоѓаат во просторот на клеточниот сид. Олигосахарините можат да се добијат со хидролиза на пектинот, хемицелулозата или хитинот.

#### 7.10.4 Полиамини

Местото на полиамините меѓу хормоните за растење сè уште не е во потполност прифатено. Истражувањата во последните триесеттина години, несомнено, покажаа дека полиамините се есенцијални клеточни компоненти кај микроорганизмите, животните и растенијата. Тие се вклучуваат во многу клеточни функции, особено во делбата на клетките. Полиамините во растителната клетка се наоѓаат во значително поголема количина од останатите хормони и дејствуваат во милимоларни а не во микромоларни концентрации. Полиамините, како органски поликатјони, имаат слично дејство како и неорганските катјони, карактеристика што ги разликува од другите хормони

#### 7.10.5 Полипептиди

До кајот на XX век се сметало дека растителниот хормонален систем се разликува од животниот по тоа што не опфаќа хормони од протеинска природа. Но, во 1991 година Pearce и соработниците откриле една супстанција што се создава во листовите на домот по повреда и што се пренесува во другите листови каде што го индуцира механизмот на заштита на растенијата. Утврдено е дека тоа е полипептид и е наречен **системин**, а досега се идентификувани уште 3 групи на различни полипептиди. Тоа се продукти на гените од фамилијата **CLAVATA**, **фитосулфони**, и барем една супстанција од групата **ENOD**, најдена кај легуминизите. Врз основа на тоа, денес оправдано е издвоена посебна група на полипептидни хормони, што имаат сигнална функција во развојните процеси.

**Системин** е, засега, најголем од сите полипептидни хормони. Тој се состои од 18 аминокиселински остатоци, а настанува од прекурсорот **просистемин** што содржи 200 аминокиселини. Имено, извесно време после повредата на лист од домот од хербиворни инсекти е откриено дека во оддалечените листови се јавува синтеза на еден инхибитор, што го блокира дејството на протеиназата, ензим во црвниот тракт на инсектите, кој е неопходен за варењето на храната. По тоа инсектите не преживуваат и растението е заштитено од понатамошни напади. Pearce и сор., во 1991 година врз база на 40.000 изведени тестови и околу 30 kg листови, изолирале само неколку микрограми супстанција со полипептидна структура. Наречена е системин затоа што предизвикува **системски стекната резистентност** (SAR= systemic acquired resistance) на растенијата спрема инсектите (подетално во поглавје 10.8 и 12.4.1).

Протеините и полипептидите, што му припаѓаат на комплексот **CLAVATA**, се изолирани од истоимените мутанти на *Arabidopsis thaliana*. Фенотипот на мутантот се карактеризира со тоа што има проширено апикално меристемско стебло, што е последица на промената во зоната на делба и диференцијација. Името го добива од латинската придавка *clavatus* = проширен. Изолирани се три мутантни гени CLV 1, CLV 2 и CLV 3, кои вршат координација на функциите помеѓу различни региони од апикалниот меристем на стеблото.

**Фитосулфокинини  $\alpha$  и  $\beta$**  се пронајдени како фактори за делба на клетките во суспензија на клетки. **Сулфокин  $\alpha$**  е пентапептид, а **сулфокин  $\beta$**  тетрапептид. Изолирани се од клетките на *Asparagus officinalis* и на оризот. Во развојот на симбиозата на легуминозните растенија со бактериите од родот *Rhizobium* е стимулирана делбата на клетките на паренхимот, наспроти ксилемската плоча. Оваа инфекција на коренот ја индуцира активноста на т.н. *рани гени* кои се потребни за нодулација (**ENOD**= early nodulation gens). Меѓу нив се вбројува ENOD40 генот, чиј производ го стимулира бројот и растењето на нодулите.

### 7.10.6 Ретарданти

Супстанциите што го успоруваат или намалуваат растењето и другите животни процеси во растенијата се нарекуваат **ретарданти**. Во оваа група спаѓаат соединенија кои се претежно произведени по синтетички пат. Нивната структура и механизам на дејствување на физиолошките и биохемиските процеси се многу различни.

Ретардантите имаат доста широк спектар на дејство: ја забавуваат делбата и ги зголемуваат клетките; го забавуваат, а најчесто и го намалуваат издолжувањето на надземниот дел; ја зголемуваат отпорноста на растенијата спрема неповолните услови на средината; влијаат врз формирањето на генеративните органи и др. Некои ретарданти имаат антигиберелинско дејство (Цикоцел, Фосфон-D, Амно 1618 и др.), други антиауксинско дејство (тријод-бензоева киселина, хидразид малеинска киселина и др.), а дејството на некои не може директно да се поврзе со функцијата на некои од познатите фитохормони.

**Цикоцел - хлорхолинхлорид ССС** е синтетизиран ретардант кој наоѓа широка примена во производството. Оваа супстанција е откриена во 1960 година, а според хемискиот состав е 2-хлоретил-3-метил-амониумхлорид. Наспроти гиберелините, кои при одредени концентрации го стимулираат издолжувањето, цикоцелот го намалува растењето поради што се смета за антигиберелин. ССС има практична примена, бидејќи го спречува полегнувањето на пченицата и на другите жита. Ова се манифестира на тој начин што клетките на стеблото на третираните растенија се пократки, но сидовите им се позадебелени, па затоа растенијата се пократки но се поотпорни на полегнување. ССС наоѓа примена во лозарството го намалува порастот на ластарите, ги издолжува интернодиите, го подобрува оплодувањето, а со тоа и масата на гроздот. Неговата примена може да предизвика и непожелни ефекти, да ја намали содржината на шеќерите, а да ја зголеми киселоста на виното.

## 8. РАСТЕЊЕ И РАЗВИТОК НА РАСТЕНИЈАТА

### 8.1 Поим за растење, развиток и диференцијација

Највпечатлива особина за живите организми е морфогенезата, која опфаќа квантитативни промени што се случуваат во текот на животот на една единка. Секоја единка во текот на животот подлежи на морфолошки и физиолошки промени, со тоа што физиолошките промени ги предизвикуваат морфолошките, а морфолошките промени секогаш ги следат физиолошките. Според тоа, индивидуалниот развој, или онтогенезата на еден повеќеклеточен организам претставува морфофизиолошки промени што во времето и просторот се случуваат според точно утврден редослед од неговото настанување па до неговото угинување.

Развитокот на живите организми опфаќа растење и диференцијација. *Под растење* се подразбира иреверзибилно зголемување на волуменот, големината и бројот на органите, што најчесто е следено со зголемување на масата. Според тоа, растењето опфаќа квантитативна промена. Растењето и развитокот меѓусебно се тесно поврзани.

Развитокот претставува координирана промена во времето и просторот. *Под развиток* се подразбираат сите оние промени кои доведуваат до промена на формата, до создавање на нови органи и структури, кои организмот го прават посложен, што во краен случај, се манифестира со појава на репродуктивни органи.

Во текот на животот се случуваат такви морфолошки и физиолошки промени кои за последица имаат квалитативни промени. Настанувањето на новиот квалитет, т.е. промената на формата и функцијата, се нарекува *диференцијација*. Во текот на диференцијацијата настанатите квалитативно нови клетки, ткива или органи имаат различни физиолошки функции. Диференцијацијата доведува до појава на специфични форми и структури. Таа опфаќа структурни, физиолошки и биохемиски промени. Диференцијацијата на клетките со слична морфолошка градба, создаваат ткива кои овозможуваат одвивање на одредени физиолошки процеси. Во текот на еволуцијата, диференцијацијата започнала од мал број диференцирани клетки (само 2-3 типа клетки кај кончестите агли), со текот на времето создавајќи сè повеќе и повеќе сложени повеќеклеточни структури. Така, кај прапапратите се наоѓаат повеќе од 18 до 20, кај папратите од 46 до 52, а кај скриеносемениците од 75 до 80 различно специјализирани типови клетки односно ткива.

Развитокот е процес што може да се набљудува на ниво на клетка и на ниво на цел организам. Секоја клетка минува низ три степени на развиток: **клеточна делба, зголемување на волуменот и диференцијација**. Делбата и растењето на клетките се добро ограничени процеси, а диференцијацијата започнува во текот на делбата и трае одреден временски период по завршување на растењето.

Развитокот на растенијата од семе, кое 'рти, до формирање на ново семе, се вика **онтогенеза**. Кај различни растителни видови постојат разлики во онтогенетските фази. Сепак, во животот на секое растение се разликуваат два основни периода, **вегетативен и репродуктивен период**.

**Вегетативната фаза** од развитокот ги опфаќа ембрионалниот развиток од зигот до формирање на ембрион, потоа, 'ртењето на семето и развитокот на

младото растение. Некои растителни видови не се во состојба да цветаат веднаш по 'ртењето на семето и минуваат во јувенилна фаза (фаза на младост), при што растат и се размножуваат со помош на вегетативните органи, фиданки и корени. Растењето на вегетативните органи продолжува во текот на целиот живот на растението.

**Репродуктивната фаза** е период на зрелост, во кој растенијата имаат способност за полово размножување. Оваа фаза опфаќа неколку процеси: индукција на цветови, развојот на цветовите, опрашување и оплодување, развојот на семе и плод. На крајот од животниот циклус, кај растението доаѓа до фазата стареење и смрт. Според тоа, процесите на растење и развојот не можат да се одделат од процесот на диференцијација.

Морфолошките и физиолошките карактеристики на едно растение зависат од неговите наследни особини. Секое растение според својот изглед и функциите што ги врши, може да се развива само во границите на својот генотип. За разлика од генетиката, која го проучува пренесувањето на наследните особини од родителите на потомството, физиологијата на растенијата ја проучува експресијата на тие особини во текот на индивидуалниот развојот. Механизмите за контрола на развојот на растенијата зависат од условите во надворешната средина, бидејќи растенијата се сесилни организми и нивните животни процеси се регулирани од надворешните фактори.

## 8.2 Некои карактеристики на растењето кај растенијата

Растењето на растението во целина претставува збир од растењето на одделните клетки. Меѓутоа, сите клетки не придонесуваат подеднакво во растењето на едно растение. **Локализација на растењето** претставува особина по која растенијата се разликуваат од животните. Само клетките во локализираните **меристемски зони** имаат способност да се делаат. По делбата, клетките растат и тоа е единствен начин на растење на целото растително тело. Во текот на морфогенезата, растителните клетки немаат можност да мигрираат, поради тоа што поседуваат клеточен сид. Тоа значи дека секоја растителна клетка останува на местото каде што е формирана.

Меристемите се делат на **примарни** и **секундарни**. Примарните меристеми се **апикалните меристеми** на врвовите од стеблото и коренот, како и **примариот камбиум**. **Интеркаларниот меристем** кај тревите и **аксиларниот меристем**, од каде се формираат страничните пупки, се сметаат за заостанати примарни меристеми. Секундарните меристеми се добиваат со дедиференцијација на трајните клетки и се наоѓаат во внатрешноста на растението, каде што се обвиткани со трајни ткива. Такви се **секундарниот камбиум**, што учествува во задебелувањето, односно растењето на стеблото и коренот во радијален правец, како и **меристемите на страничните корени**. Исто така, **филогенот** претставува секундарен меристем кој учествува во формирање на заштитните структури.

## 8.3 Фактори што влијаат на растењето

Растителните видови во текот на својот филогенетски развој се приспособувале на одредени услови на надворешната средина и, затоа, денес имаме голема различност во поднесувањето на надворешните фактори од



страна на одредени растителни видови. Растењето на растенијата, често, е карактеризирано со **кардинални точки** кои ги оценуваат условите на надворешната средина. Кардиналните точки се важни не само за растењето како физиолошки процес, туку и воопшто за биолошката рамка на животот, односно за многу други физиолошко-биохемиски процеси. Постојат три кардинални точки, и тоа, **минимум, оптимум и максимум**.

### 8.3.1 Температура

Опстанокот на растенијата е возможно како на ниски, така и на високи температури. Во процесот на еволуцијата тие се приспособиле на одреден температурен оптимум и, благодарение на тоа, растенијата по потекло од различни климатски зони имаат различни потреби спрема температурата на средината. Вредноста на кардиналните температурни точки е различна кај различни видови, екотипови, па дури и кај одредени фази од развојот на растенијата.

Табела 8.1 Температурни кардинални точки на растењето кај некои растенија

Т е м п е р а т у р а °C			
Вид	Минимум	Оптимум	Максимум
Пченица	0-5	25-35	30-37
Јачмен	0-5	25-35	30-37
Овес	0-5	25-35	30-37
Лен	0-5	25-31	31-35
Детелина	1-5	31-37	37-44
Луцерка	1-5	31-37	37-40
Грашок	1-5	25-31	31-38
Сончоглед	5-10	31-37	37-44
Пченка	8-10	32-35	40-45
Тиква	10-15	32-37	40-45
Краставица	12-18	31-37	40-45
Тутун	13-15	28-30	31-35

Растенијата што се распространети на северните и умерените географски ширини, каде топлотниот период на Земјата покажува одредена периодичност, имаат специфичен термопериодизам. Под **термопериодизам** се подразбира смена на периодот на ниски и високи температури, и тоа, како на подолг (во текот на годината), така и на пократок (во текот на деноноќието) временски период. Постојат докази дека наглата промена на ниски и високи температури има стимулативно влијание. Така, на пример, ако во текот на денот температурата која е оптимална за одвивање на фотосинтезата и за формирањето на органската материја, остане висока и во текот на ноќта, ќе дојде до интензивирање на дишење и, на тој начин, до зголемено трошење на органската материја.

Индукцијата на цвeteњето под дејство на ниски температури се нарекува **вернализација** или **јаровизација**. За повеќето видови најефикасни се температурите над точката на мрзнење од 1-2 °C, но често ист ефект се постигнуваат и со температури од -1 до +9°C.

### 8.3.2 Светлина

Влијанието на светлината врз растот и развојот на растенијата е многу разновидно. Морфолошките промени на растението, или на некои негови делови, предизвикани од светлината се нарекуваат **фотоморфози**. Највпечатлив облик на фотоморфоза е **етиломан** што се јавува кога растенијата се одгледуваат на темно. Тие се нарекуваат **етиолирани растенија**. Во вакви услови, најчесто, недостасуваат формирање на хлоропласните пигменти, а механичките ткива и спроводните снопица остануваат рудиментирани.

Светлината врз растењето и развојот влијае со својот квалитет, интензитет и траење. Од овие три елементи зависат промените кај растенијата, како во поглед на морфолошките така и во поглед на биохемиско-физиолошките процеси.

Атмосферата ги пропушта црвените зраци, а ги апсорбира ултравиолетовите. Како последица на тоа со зголемувањето на надморската висина се зголемува ултравиолетното зрачење. Оваа промена во спектралниот состав во природата се одразува и на висината на растенијата. Исти видови растенија, на поголема надморска висина се пониски. Оваа појава се објаснува со дејствувањето на ултравиолетното зрачење врз протоплазмата. Ултравиолетното зрачење може да има дури и мутагено дејство.

Под **фотопериодизам** се подразбираат оние морфози што се предизвикани од траењето на светлината на која растенијата се изложени во текот на денот. Кај многу растенија траењето на светлината во текот на денот, т.е. должината на денот или фотопериодизмот, го одредува поминувањето од вегетативната во генеративната фаза. Спрема тоа како реагираат на должината на денот, растенијата можат да се поделат на растенија на долг ден, растенија на краток ден и дневно неутрални растенија.

### 8.3.3. Вода

Водата е многу важен фактор за растењето и развивањето на растенијата. Како нејзин недостаток, така и вишокот на вода, битно се одразува врз животните процеси, а со тоа и на изгледот и градбата на растенијата.

Во случај на недостаток на вода, кога тургоровиот притисок ќе падне под критичната вредност, престанува издолжувањето на клетката, а со тоа и нејзината делба. Сушата предизвикува голем број анатомски и морфолошки промени. Сушата во почвата предизвикува закржлавен раст – **нанизам**, а воздушната суша предизвикува промени во правец на прилагодување на градбата за полесно спроведување на водата до органите кои се изложени на суша и намалување на транспирацијата – **ксероморфози**.

На влажни места, не само влажно земјиште туку и влажна атмосфера, често се продолжуваат интернодиите, листовите се големи, тенки и нежни, а длакавоста е ретка појава – **хигроморфози**.

### 8.3.4 Минерална исхрана

Минералните материи, особено неопходните елементи, во голема мерка влијаат врз растењето и развојот на растенијата. За влијанието на минералните елементи врз растењето и развојот на растенијата е кажано во поглавјето за минерални материи, затоа овде само се спомнати. Нивното дејство е специфично и зависи од концентрацијата и нивниот меѓусебен однос.

Ефектот на минералната исхрана зависи и од фазите на растот и развојот, затоа што потребите на растенијата во одделни фази во текот на животот се различни. Минералната исхрана може да влијае и врз модификацијата на полот, корелацијата како и на градбата на растенијата.

#### 8.4 Поларност

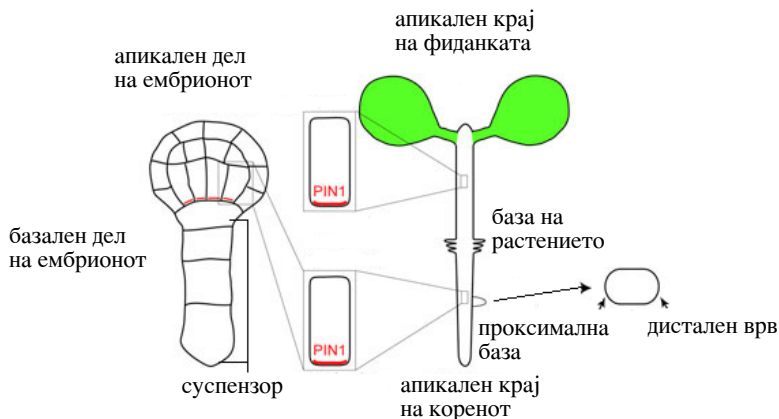
Во живите системи под поимот поларност се подразбира физиолошката и морфолошката различност, кои ја даваат површините или половите. При делбата на клетките, ќерките клетки ја преземаат поларноста од мајчините клетки. На тој начин, поларноста на организмот настанува од поларноста на оплодената јајце клетка, или од сората од која се развива организмот.

Поларноста може да биде **аксијална, дорзовентрална и радијална**.

Аксијалната поларност е најчеста појава и се забележува кај растенијата чии полови се наоѓаат на базалниот и апикалниот крај, односно на коренот и фиданката. Поларноста е присутна кај сите делови од растението, бидејќи кај сите клетки и ткивни сегменти на аксијалните органи се разликуваат базален и апикален крај.

Поларноста може да е дорзовентрална, како што е лице-опачина кај листовите.

Радијална поларност се јавува кај некои органи кои имаат центар-периферна поларност.



Слика 8.1 Аксијална поларност на ембрион и фиданка (Taiz, L и Zeiger, E., 2006)

Поларноста најдобро се докажува при регенерација, а најтипичен пример е со резници од врба или некое друго растение. Познато е дека кога гранките на врба ќе се исечат на резници и се засадат тогаш на долниот исечен дел ќе се развие корен, а на горниот ќе се појават нови гранки и листови. Поларноста е изразена и кај резници од коренот. Во листовите се забележува нешто поинаков тип на поларност, веројатно затоа што листот претпоставува орган со ограничено растење.

Поларноста е фундаментален услов за диференцијацијата на клетките. Врз основа на поларноста се одредува насоката на делбата, растењето на клетките и на целиот организам. Ако не постои поларност, клетките кои се делат би создавале клеточна маса без никаква форма. Страничните органи се формираат околу поларната оска според принципот на симетрија, која може да биде, исто така, аксијална, радијална, или дорзовентрална.

### 8.5 Корелација

Заемните дејства помеѓу клетките, ткивата и органите во текот на растењето се нарекува **корелација**. Благодарение на нив, меѓу растењето на одделни органи постојат одредени односи што обезбедуваат хармоничен развој и, во тој поглед, градба на растителниот организам, односно образување на генетски детерминиран хабитус. Корелацијата може да се подели на **корелативно подобрување** и **корелативно кочење**.

**Корелативното подобрување** се базира на обезбедување на асимилати, т.е. исхрана, или на дејството на хормоните. Корелација од таков вид постои помеѓу коренот и надземниот дел на растението. Ако на пример, едно растение има силно развиен коренов систем, благодарение на добра обезбеденост со исхраната, обично има и добро развиен надземен дел. И обратно, надземниот дел испраќа асимилати во коренот, а со тоа го подобрува неговото растење. Врз односот на надземниот дел и коренот влијаат и други фактори. Така, при недоволна минерална исхрана, масата на коренот е релативно голема, а во етиолирани растенија релативно мала во однос на надземниот дел. Односот на коренот и надземниот дел во текот на развојот се менува.

**Корелативното кочење** се базира кога еден орган го задржува растењето и развoтoкoт на друг орган. Во случај на отстранување на органот кој предизвикува кочење, растењето на другиот орган се подобрува. Корелативното кочење се базира на конкуренцијата при обезбедување на хранливите материи, или на заемното дејство на хормоните. Најпрост пример за корелативно кочење е конкуренцијата за асимилати. Ако на едно растение се развиваат поголем број плодови, тогаш тие ќе бидат поситни, бидејќи меѓусебно конкурираат за хранливи материи. Затоа, во овоштарството, за да се подобри квалитетот и за да се добијат покрупни плодови, често се врши проретчување на плодовите. Кога ќе се формираат плодовите и семенките, вегетативното растење обично се намалува. Најдобро проучен и најдобро познат случај на корелативното кочење е влијанието на врвната пупка врз развојот на страничните (бочните) пупки. Врвната пупка кај растенијата, или една гранка, побрзо расте во однос на бочните, иако, врз основа на нивната положба во поглед на снабдувањето на асимилатите од листовите и минералните материи и водата од коренот, би требало да е обратно. Оваа појава на давањето предност на врвната пупка се нарекува **апикална доминација**.

Кочењето на развојот на страничните пупки доаѓа од апикалниот (врвниот) меристем. Хормоналната основа на апикалната доминација произлегува од ауксините кои се создаваат и транспортираат од врвниот дел. Ако се отстрани врвната пупка, страничните пупки се развиваат, а ако пак се надополни ауксинот со паста чија содржина на ауксин одговара на концентрацијата што се предава од врвниот дел, страничните пупки остануваат и понатаму потиснати.

### 8.6 Апсцисија

Отфрлањето на одделни органи: листови, цветови, плодови и други растителни органи е активно корелативно контролирање. Тоа е сложен процес во кој растенијата ги ослободуваат вишокот функционално неспособни органи и е наречено **апсцисија**. Отфрлањето на органи се смета за нормална појава во животот на повеќегодишните растенија, доколку ова појава не е предизвикана од неповолни еколошки фактори (суша, ниска температура, загадување на воздухот и од други неповолни фактори).

Во корелативната контрола на отпаѓање на листовите учествуваат ауксините и факторите на стареењето. Ауксините го забавуваат отфрлањето, додека апсцисинската киселина и етиленот го поттикнуваат. Концентрацијата на етиленот во старите листови, а особено во плодовите, се зголемува. Етиленот го поттикнува отфрлањето на два начина: ја инхибира синтезата и транспортот на ауксини во слојот за испуштање и индуцира образување и секреција на целулаза и пектиназа во слојот за испуштање.

За апсцисинската киселина се смета дека ја поттикнува индукцијата на целулазата, како и дека ја индуцира биосинтезата на етиленот.

Цитокинините го пролонгираат отфрлањето на плодовите и листовите.

### 8.7 Јаровизација

**Јаровизација** е појава што е предизвикана од ниска температура, што овозможува растенијата да поминат од вегетативна во репродуктивна фаза.

Познато е дека озима житата, посеани напролет не можат да донесат плод, односно тие растат, формираат нови листови, но не даваат стебло и клас. Но, ако семето од овие растенија се подложи на ниска температура, (но не суво семе, туку натопено, во кое се почнати биохемиско - физиолошките процеси), тоа по овој третман, ако се посее во пролет ќе даде растенија кои класаат и даваат плод.

Должината на периодот на јаровизацијата зависи од многу фактори: висината на температурата, содржината на влага во семето, големината на ендоспермот, староста на растението (органите) итн.

### 8.8 Етапи на органогенеза и онтогенеза кај вишите растенија

Биохемиските и физиолошките процеси што се одвиваат во текот на растењето и развитокот на растенијата во многу се разликуваат. Во еден случај доведуваат само до вегетативно растење, а во друг и до репродуктивен развиток, а тоа се одразува и врз морфолошките особини на растенијата. Во морфолошките промени на растенијата можат да се разликуваат и одредени фенолошки фази.

Во едногодишните тревни растенија, (како на пример, сончоглед, елда и други) се разликуваат следните фази:

1. 'Ртење на семето,
2. Никнење,
3. Појава на првиот пар листови,
4. Појава на стебло,
5. Разгранување на стеблото,
6. Цветење,
7. Формирање на семе и плодови (зелена зрелост),
8. Созревање на семето (полна зрелост).

Кај житните растенија (пченица, овес) се вообичаени се следните фенофази:

1. 'Ртење на семето,
2. Никнење,
3. Појава на третиот лист,
4. Бокорење,
5. Класење,
6. Цветање,
7. Млечна зрелост,
8. Восочна зрелост,
9. Полна зрелост.

Формирањето на секој орган, како и на растенијата во целина, тече во етапи. Процесот на формирање на органи (органогенеза) кај некои растенија пр. кај житните растенија, е застапен во 12 етапи, и тоа:

**1 етапа** - протекува во недиференцираниот конус на растење, кој се зголемува и има изглед на топчест изросток; во него поминуваат активни процеси на анатомска диференцијација на примарниот меристем на основните ткива, идните стебла и листови. Во основата, може да се разликуваат т.н. ливчиња на нукулеот кои се различни по број кај разни растителни видови (пченка 5-7; сончоглед 3-7).

**2 етапа** - се карактеризира со диференцирање на конусот на растење на нодуси и скратени интернодии, на зачеток на стеблото и зачеток на листовите. Во пазувите на листовите почнуваат да се формираат точки на растење на страничните фиданки, на кои се диференцираат одреден број нодуси, интернодии и зачеток на листови. На тој начин, во оваа етапа на органогенезата делумно се предопредува типичниот хабитус на растението и можното отстапување во градбата на растението како целина.

**3 етапа** - се карактеризира со издолжување и сегментација на конусот на растење – цветна оска (метлица во овесот; клип во пченката; грозд во виновата лоза и др.).

**4 етапа** - се карактеризира со формирање на странични оски зачеток на клавичињата во класот. На овој начин, во овие две етапи се одредува градбата, големината и типот на цветот при оптимални услови за растење и развoтoк.

**5 етапа** - се карактеризира со формирање на цветови. Во оваа етапа на органогенезата може да се одреди и бројот на цветни зачетоци во секој клас. Цветните зачетоци прво се диференцираат на чашка и венче, а потоа се формираат генеративните изростоци. При нормални услови на развoтoк, растење и исхрана на растенијата, од секој цветен зачеток се формира цвет.

**6 етапа** - се карактеризира со формирање на прашници во цветот. Во ова етапа доаѓа до формирање на мајчинските клетки на поленот во услови на зголемена азотно -фосфорна исхрана и добра обезбеденост со вода.

**7 етапа** - завршување на формирањето на поленот.

**8 етапа** - во оваа етапа обично доаѓа до формирање на метлицата и до класење, а истовремено се појавува и бојата на венечните ливчиња.

**9 етапа** - ова е период на цветање оплодување и формирање на зигот.

**10 етапа** - се формираат плодови и семе.

**11 етапа** - се натрупуваат хранливи материи во плодовите и зрното, а кај житата се забележува и фазата на млечна зрелост.

**12 етапа** - период кога во плодовите и семето, хранливите материи се трансформираат во резервни материи, специфични за секој вид и сорта.

Паралелно со општите закономерности на растењето и развитокот, секој вид има свои специфични особини. Заради тоа, за разработка на систем за биолошка контрола е потребно внимателно да се следи развитокот на растенијата, односно на соодветните сорти, во конкретните услови на одгледување во соодветниот регион.

### 8.9 Сенесценција - стареење

Во животниот циклус кај растителните органи и организми морфо-физиолошки јасно се разликуваат: **1. фаза на младоста (јувинилна фаза), 2. фаза на физиолошка зрелост (адултна фаза) и 3. фаза на стареење (сенесценција)** во кои процеси разградувањето постепено преовладува, што доведува до угинување.

Под сенесценција се подразбираат сите оние процеси што доведуваат до природно угинување. На клеточно ниво, стареењето претставува иреверзибилен или реверзибилен процес, што доведува до слабеење на сите физиолошки процеси. Сенесценција претставува последна завршна фаза во онтогенетската програма на клетката. Одделни органи кај повеќегодишните растенија, често живеат пократко од целото растение. На пример, кај морковот надземните делови во текот на есента стареат и умираат, додека подземните делови презимуваат и ги користат натрупаните резервни материи за формирање на нов потомок.

Постојат три типови на сенесценција: **монокарпна, секвенционална и есенска.**

Кај **монокарпните** растенија, кои цветат само еднаш во текот на животниот циклус, сенесценцијата го опфаќа целото растение. Оваа појава е присутна кај сите едногодишни тревни растенија, но постојат и повеќегодишни растенија кои можат да цветат повеќе години и потоа стануваат сенесцентни и изумираат. Кај повеќегодишните дрвенести растенија, овој процес е ограничен на листовите и репродуктивните органи.

**Секвенционалната** сенесценција може да се појави кај активното растение, кое се наоѓа далеку од своето изумирање и опфаќа одделни органи и клетки кои ја завршиле својата функција и се заменуваат со други. Така, на пример, котиледоните стануваат сенесцентни кратко време по 'ртењето на семето. Монокарпната и секвенционалната сенесценција се предизвикани од внатрешните фактори.

**Есенската** сенесценција кај листопадните дрва е предизвикана од надворешните фактори, меѓу кои посебно значење има намалувањето на должината на денот. Оваа појава ги опфаќа само листовите, додека дрвенестите делови преживуваат.

На процесот на стареењето влијаат и фитохормоните. Соодветниот однос на цитокинини, гиберелини и ауксини е неопходен за одржување на јувенилноста на растенијата. Во текот на стареењето на листовите се зголемува образувањето на етиленот. Се смета дека зголемувањето на продукцијата на етиленот не ја причинува староста, туку е негова последица. Стареењето претставува механизам на адаптација. На пример, со стареење на долните листови се



подобрува снабдувањето на горните и помлади листови со минерални материи и вода, што е посебно значајно во неповолни услови.

Табела 8.2 Максимална старост кај некои дрвенести растенија

Вид	Години	Вид	Години
Лешник	120	Маслинка	700
Винова лоза	130	Бука	900
Јаболка	200	Липа	900
Круша	400	Даб	1000
Орев	400	Либански кедар	1000
Питом костен	700	Тиса	3000

Со процесот на стареењето катаболичките процеси имаат доминантна улога над анаболичките, при што, надворешните услови го забрзуваат стареењето, но во никој случај не можат да ги исклучат. Анализирајќи го еволутивното значење, стареењето како процес е многу важно, затоа што ја овозможува смената на генерациите, го забрзува прометот на генетскиот материјал и со тоа ги овозможува еволуциските процеси.

## 9. ФИЗИОЛОГИЈА НА СЕМЕ И ПЛОД

Физиологијата на семе и плод е фокусирана кон проучувањата на процесот на оплодување, развиток на зачетокот, формирање на семе и плодови, хемискиот состав должината на животот, должината на мирување и никнење на семето, како и други промени врзани за семето или плодовите.

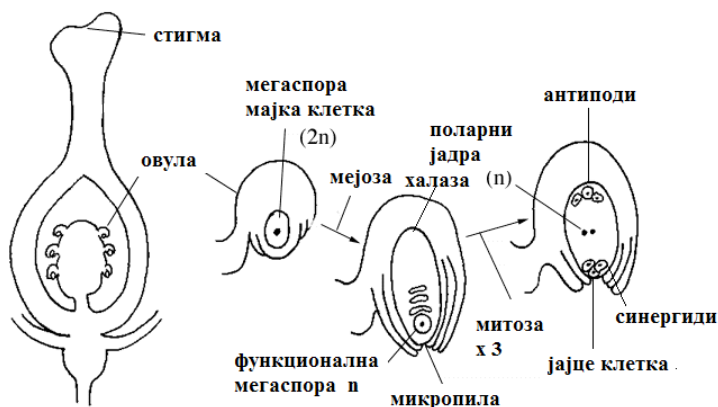
По угинувањето на растението, семето го продолжува животот на растителниот вид. Семето се развива од семенскиот зачеток по оплодувањето. Затоа, многу е важно, како од теоретска, така и од практична гледна точка, познавањето на сите овие процеси кои доведуваат до оплодување, формирање на семе и плод.

### 9.1 Физиологија на оплодување

За разбирање на физиологијата на семето и плодот е потребно да се проучат неколку делови на гаметофитната генерација.

#### 9.1.1 Развиток на женскиот гаметофит (мегагаметофит)

Формирањето на женскиот гаметофит мегагаметофит (макрогаметофит) – е локализирано во семеновиот зачеток или овулата.



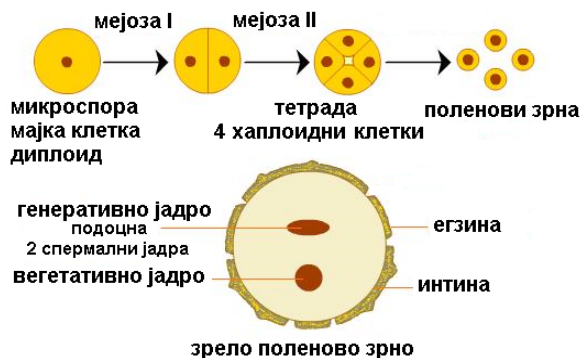
Слика 9.1 Развиток на женскиот гаметофит мегагаметофит (макрогаметофит)

Семеновиот зачеток се формира на карпелите кои го сочинуваат внатрешниот круг на цветот и кои сраснуваат во плодник (овариум), или гинециум (слика 9.1). Во гинециумот кај скриеносемените растенија (*Angiospermae*) се развива семето. Семеновиот зачеток се состои од нуцелус, кој е обвиткан со еден или два интегумента и дршки кои формираат фуникулус. Дел од семеновиот зачеток блиску до фуникулусот се нарекува **халаза**, а на спротивниот крај, каде што се составуваат интегументите останува мала пора означена како **микропила**. Во супепидермалниот слој, една од клетките на нуцелусот, се развива мегаспороцитата. Оваа клетка се дели со редукциска делба при што се добиваат 4 хаплоидни клетки, од кои три дегенерираат. Последната функционална хаплоидна клетка е означена како **функционална мегаспора** која митотички се дели три пати. Од функционална мегаспора се добива

ембрионалната торбичка со 8 хаплоидни јадра распоредени во 7 клетки. Три хаплоидни јадра влегуваат во клетките наречени антиподи, кои се наоѓаат на хазадниот крај, две порарни јадра остануваат во првобитната клетка, две јадра влегуваат во клетките синергиди, а едно јадро во јајце клетка. Јајната клетка и двете синергиди се наоѓаат на микропиларниот крај. Ембрионалната торбичка го претставува женскиот гаметофит мегагаметофит (макрогаметофит), а јајце клетката е претставена со женската гамета. Јајната клетка зазема средишна положба во јајниот апарат и е покрупна од двете од помошни клетки – синергиди.

### 9.1.2 Развој на машкиот гаметофит (микрогаметофит)

Машкиот гаметофит, или микрогаметофитот, се развива во прашникот, а сите прашници на цветот го сочинуваат **андрецеумот**. Прашникот се состои од филамент и антера. Спроводното ткиво на филаментот ја поврзува антерата со цветот. Во антерата се формираат поленовите зрна, или **микроспорите** во кои се наоѓа машкиот гаметофит, или **микрогаметофитот**. Со мејоза, секоја мајка од клетките на микроспорите дава четири хаплоидни микроспори кои се развиваат во поленови зрна, т.е. се формираат тетради. По формирањето на тетрадите, клеточниот сид на мајката се раствора и микроспорите се ослободуваат и секоја си формира сопствена внатрешна обвивка – **интина**, и надворешна – **егзина**. Паралелно со ова, се случуваат и внатрешни промени во поленовото зрно. Со митотска делба се формираат две клетки (вегетативна и генеративна). Во понатамошната делба генеративната клетка се дели и се формираат две сперматогени јадра (машки гамети). На овој начин е формиран машкиот гаметофит, што никогаш не преминува број од три јадра.

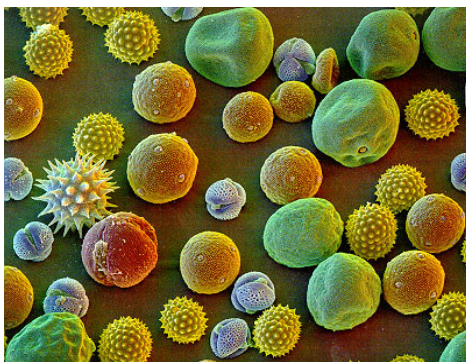


Слика 9.2 Развој на машкиот гаметофит

Секоја микроспора, што во почетокот е еднојадрена, се дели асиметрично на две клетки, поголема вегетативна клетка и помала генеративна клетка. Околу 70% од сите растенија, поленовите зрна ги исфрлаат во двојадрената фаза преку столпчето на плодникот, а генеративното јадро се дели уште еднаш на две јадра во текот на 'ртењето на поленот. Другите растителни видови го исфрлаат поленот со три хаплоидни клетки, бидејќи генеративната клетка се дели непосредно пред исфрлањето. Трите хаплоидни клетки го претставуваат **микрогаметофитот**, а генеративните клетки се претставени како машки гамети.

### 9.1.3 Хемиски состав на поленот

Според хемискиот состав, поленот е со одредени специфичности спрема останатите органи или растителни делови, а може и да варира во зависност од растителниот вид и сорта. Што се однесува до биохемиските истражувања, уште во седумдесеттите години од минатиот век било докажано дека излачените секрети од поленот, се способни да вршат разградување на скробот и шеќерот до попусти компоненти гликоза и фруктоза. Од ова произлегува заклучокот дека поленот е извор на ензимите амилаза и инвертаза. Содржината на витамините  $B_1$ ,  $B_2$ , биотинот, аскорбинската, фолната и никотинската киселина и други, се застапени значително повеќе во споредба со други органи. Посебно е важно да се истакне содржината на витаминот Е во поленот, кој е за неколку пати во однос на неговата содржина во никулецот од пченица, која се смета за најбогат извор на овој витамин. Исто така, и содржината на ауксините е многу поголема во поленот отколку во толчникот.



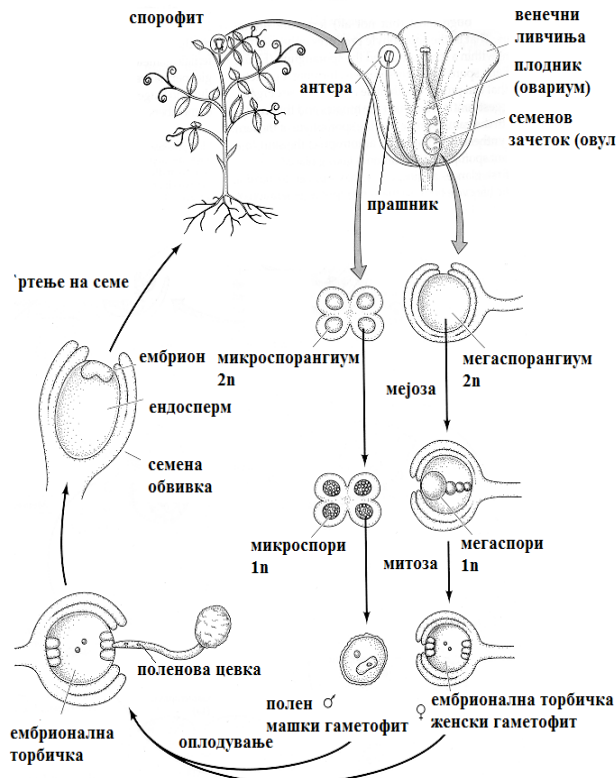
Слика 9.3 Микрофотографии на полен од неколку различни растителни видови

Покрај напред наведените материи, поленот содржи и обоени материи од групата на антоцијани, ксантофили и каротени, чија улога во прв ред, е да ги апсорбираат штетните светлосни бранови и на тој начин да го штити поленот од ултравиолетното зрачење кое негативно влијае врз ’ртливоста на поленот. Во поленот се наоѓаат и аминокиселини (пролин). Содржината на нуклеинските киселини во поленот е доста висока, висока е и содржината на јаглехидратите, белковините и на калиумот.

Во зависност од начинот на чување, ’ртливоста на поленот кај одделни растителни видови може да е многу различна и да изнесува дури и до една година. Заради релативно краткото време за кое поленот може да ја одржи својата ’ртливост, вршени се бројни истражувања во смисла на продолжување на неговата фертилност и испитувани се можностите за конзервирање на поленот. При ова се користат различни методи од кои некои нашле и практична примена (чување на ниска температура од  $-5$  до  $10^{\circ}\text{C}$ , или со длабоко замрзнување на температура од  $-190^{\circ}\text{C}$ ).

### 9.1.4 Оплодување

Кога поленовите зрна ќе паднат на стигмата од плодникот, тие започнуваат да никнат. Всушност, никне вегетативната клетка која формира поленова цевка. Со продирање на поленовата цевка низ сидот на столпчето јадрото од вегетативната клетка, како и двете спермални јадра, преминуваат во поленовата цевка. Распоредот на јадрата е таков што напред се наоѓа вегетативното јадро, а по него спермалните јадра. Кога поленовата цевка ќе допре до плодникот, таа го пробива неговото ткиво допира до семенскиот зачеток и поминува во него. При допирот, доаѓа до растворање на неговата обвивка. Во нуцелусот, поленовата цевка продолжува да расте и продира во една во синергидите и така ги празни своите две спермални јадра. Едното спермално јадро се спојува со јајната клетка и настанува **диплоиден зигот**, а другото оди до секундарното јадро од ембрионалната торбичка и се спојува со него, при што настанува **триплоид**. Веднаш по спојувањето на јадрата настанува извесно затишје, а веднаш потоа следува брза делба и формирање на семе, односно плод. **Од оплодената јајна клетка се развива никулецот, а од триплоидото јадро ендоспермот.** По оплодувањето, синергидите и антиподите се разоруваат.



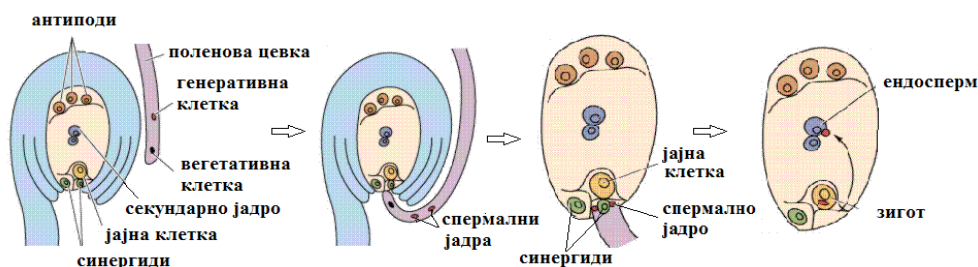
Слика 9.4 Развиток на мегагаметофитот и микрогаметофитот кај скриеносемени растенија

Се поставува прашањето: зошто поленот од еден растителен вид не никне на стигмата од толчникот на друг вид? Постојат неколку претпоставки, но најсфатлива е онаа што вели дека секој вид поседува одредени инхибитори кои го спречуваат никнењето на поленот кај друг вид. Се смета дека тоа може да бидат некои аминокиселини, а можеби и некои растителни хормони.

## 9.2 Развикот на ембрионот

Оплодувањето на јајната клетка се одвива во ембрионалната кесе, при што едната генеративна клетка ја излева својата содржина во една од клетките синергиди.

Генеративното јадро се фузионира со јадрото на јајната клетка и се добива зигот. Другото генеративно јадро од поленот се фузионира со двете поларни јадра, при што се добива триплоиден ендосперм. Овој процес е познат како **двојно оплодување**, и се одвива кај ангиоспермните растенија (слики 9.4 и 9.5).

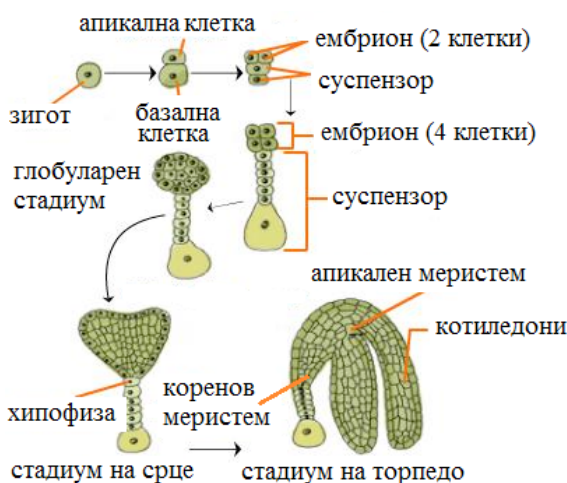


Слика 9.5 Формирање на зиготот при процесот на оплодување на јајната клетка (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009)

Натамошниот развикот на зиготот е предодреден од структурата на јајната клетка, која е видлива дури и пред оплодувањето. Содржината на јајната клетка не е подеднакво распоредена. Делот од јајната клетка кој е свртен кон микропилата поседува голема вакуола, додека другиот насочен кон халазата содржи повеќе клеточни органели. Првата делба на зиготот е напречна и таа е инеквална кај повеќе растенија. На таков начин, доаѓа до одвојување на поголема клетка со вакуола и помала клетка со многу промитохондрии, пропластиди и други органели. Помалата апикална клетка го формира најголемиот дел од ембрионот. Поголемата базална клетка го формира суспензорот, кореновата капа и дел од коренот. Така, судбината на овие клетки и нивните потомци е предодредена уште во раниот стадиум од развикот.

Првите две делби на апикалните клетки се недолжни, а делбената рамнина е под прав агол, при што се добива **квадрант** од 4 клетки. Овие клетки се делат напречно и 8 нови клетки го претставуваат стадиумот на **октант**. Следниот стадиум е **дерматоген**, а во него 8 клетки од октантот се делат паралелно со површината во ембрион од 16 клетки, при што надворешните клетки го сочинуваат **протодермот**, слој од кој ќе се добие **епидермисот**.

Внатрешните клетки натаму се делат надолжно и ембрионот влегува во стадиум на рана **глобула (глобуларна фаза на ембрионот)**. За тоа време, клетките од врвот на суспензорот се делат напречно, а горната од двете клетки се нарекува **хипофиза**. Потоа, апикалниот дел од ембрионот се проширува и клетките од слојот под перидермисот се делат **периклино**, т.е. паралелно со површината и притоа се формираат зачетоците на **котиледоните**. Во центарот на ембрионот се формираат издолжени клетки, кои го претставуваат зачетокот на **прокамбиумот**, а околу нив се наоѓаат клетки на основниот меристем. Ембрионот сега се наоѓа во **срцевиден стадиум** и наместо радијална, добива билатерална симетрија (слика 9.6).



Слика 9.6 Стадиуми на ембрионалниот развојот кај дикотилните култури (Спасеноски, М., и Гаџовска-Симиќ, С., 2009)

Клетките на хипофизата формираат меристем на кореновата капа и меристем на коренот. Другиот дел од коренот, основниот меристем и прокамбиумот потекнуваат од соседните клетки на ембрионот. Со издолжување на котиледоните, ембрионот влегува во линеарен стадиум, или **стадиум на торпедо**. Во овој стадиум се разликуваат апикален дел претставен со котиледоните и апексот помеѓу нив, централен дел со прокамбиумот, и базален дел кој е составен од меристем на коренот и кореновата капа. Во меѓувреме, суспензорот се деградира.

Опишаниот развој на ембрионот е карактеристичен за некои претставници од фамилијата *Brassicaceae*, како на пример *Arabidopsis* и *Capsella bursa pastoris*. Се претпоставува дека постојат 6 различни типови на ембриогенеза и заедничко за сите типови е тоа што уште во раната ембриогенеза се воспоставува организациска шема што кај растението се одржува во текот на целиот живот. Оваа шема ги опфаќа следниве 3 фази: 1. Формирање на **базално-апикална оска**, која се одржува во поларноста до адултно растение (стебло-корен), 2. Воспоставување на **радијална симетрија** на оскините органи, која може да се забележи преку градбата на стеблото и коренот, 3. Во текот на ембриогенезата се формираат **апикалните меристеми** на стеблото и коренот, кои произведуваат



нови латерални органи во текот на целиот животен циклус на растението. Всушност, развојните процеси припаѓаат во првата фаза, а созревањето на ембрионот во втората фаза од ембриогенезата. Во оваа фаза настанува акумулација на резервни протеини, липиди и јаглехидрати во котиледоните или во ендоспермот. Во третата фаза, ембрионот и семето се сушат и се подготвуваат за периодот на мирување.

### **9.3 Модификација на полот кај растенијата**

При процесот на оплодувањето доаѓа до детерминација на полот кај дводомните растенија. Меѓутоа, тој може да се менува во зависност од влијанието на надворешните фактори. Треба да се истакне дека и генетската predisпозиција има влијание во промената на полот.

Факторите што влијаат врз промената на полот можат да бидат од физичка и хемиска природа: температура, осветленост, зрачење, влажност на воздухот, исхраната, разни физиолошки активни материи, гасови и др. Со тоа, со примена на одреден третман, особено во контролирани услови, може по желба да се модифицира полот, при што особено изразена маскулинизацијата кај краставицата и конопот, додека кај рицинусот е забележана феминизација. Кај зимзелените, растенија овој ефект зависи од концентрацијата на гибералините и релативно ниски дози доведуваат до појава на женски индивидуи.

### **9.4 Процеси кои се одвиваат во плодот од оплодувањето до полна зрелост**

Од оплодувањето до полната зрелост на плодот, во растението се одвиваат разни морфолошки, физиолошки и биохемиски процеси.

Фазата на цветање се одликува со интензивни физиолошки и биохемиски процеси како во коренот, така и во листот. Набргу по оплодувањето настануваат промени во најстарите листови, тие почнуваат да жолтеат и во полната зрелост не се сушат само листовите, туку и коренот и стеблото. Самата појава на жолтење се нарекува стареење на листовите. Стареењето е проследено со намалување, најпрво, на содржината на вода во листовите, а потоа настануваат и промени во хемискиот состав се намалува содржината на хлоропластите, белковините, скробот и целулозата.

Во фазата на созревање на семето, растителниот орган кој сè уште расте е семето. Со тоа и сите хранливи материи од останатите органи кои стареат одат во правец на плодот. Во фазата на созревање настануваат промени и во активноста на коренскиот систем. За време на интензивното растење на растенијата, еден дел од шеќерите кој се формира со фотосинтезата оди во коренот, каде со фосфорната киселина и  $\text{CO}_2$  формираат органски киселини. Овие киселини со азотот формираат аминокиселини, кои бргу се движат во надземниот дел и се концентрираат, главно, во неговите најмлади делови каде што учествуваат како основна компонента во формирањето на протеините. Со стареењето на коренот се намалува и содржината на вода во него, а со тоа се намалува и транспирацијата.

По одредено време од моментот почнува делбата на јајната клетка и формирање на ембрионот. Паралелно со формирањето и развитокот на ембрионот се формира ендоспермот, кој го опкружува ембрионот и служи како извор на резервни материи.

Од моментот на оплодување, па сè до полно созревање, се зголемува и

сувата материја на зрното. Динамиката на акумулирање на сувата материја е нееднаква и зависи од надворешните фактори. Формирајќи ги елементите на никулецот и ендоспермот, семето во текот на развитокот ја зголемува својата големина и маса, што е од особен интерес за практиката од аспект на приносот и моментот на жетва. Се смета дека најточното одредување на степенот на зрелост на зрното е спрема содржината на сувата материја, односно водата во него. Врз основа на многу резултати, може да се заклучи дека семе што содржи повеќе од 50% вода е во различни степени од млечна зрелост, ако содржи од 50-25% вода е во различни степени на восочна зрелост и ако содржи помалку од 25% вода во различни степени на полна зрелост.

### 9.5 Градба и развиток на семето

Според структурата, формирањето и способноста да `рти под дејство на надворешни стимуланси, семето претставува вистинско чудо на природата. Физиолошките процеси со заемното дејство на надворешните фактори кај семето се координирани до совршенство. При неповолни надворешни услови, физиолошките процеси во семето се намалени на минимум и семето може да мирува. Така се овозможува ембрионот да ги преживее неповолните услови на надворешната средина.

Процесот `ртење започнува кога семето прима вода (имбибира), а завршува со почетокот на издолжувањето на ембрионалната оска. Овој долг период опфаќа голем број процеси, започнувајќи од хидратацијата на протеините, дишењето и синтезата на макромолекули, до издолжување на клетките. Важно е да се напомене дека ниту еден од споменатите процеси не е специфичен за `ртењето, но нивниот заеднички ефект овозможува трансформација на семето од состојба на мирување, во која метаболизмот е сведен на минимум, во состојба на активен метаболизам и на интензивни биохемиски процеси. Растењето на `ртулецот започнува кога ќе заврши процесот на `ртење.

Кај зрело семе на скриеносемените растенија, при оплодувањето на јајната клетка со првото спермално јадро од поленовата цевка се добива зигот, од кој се развива ембрионот. **Ендоспермот** на семето се формира со фузија на две поларни јадра од ембрионалното кесе и второто спермално јадро. **Периспермот** се развива од нуцелусот по оплодувањето, а семенската обвивка ја формираат едниот или двата интегументи околу семенскиот зачеток. Ембрионот и семенската обвивка се карактеристични скоро за сите семиња. Присуството на ендоспермот и периспермот зависи од видот. Семенската обвивка понекогаш е рудиментирана и нејзината улога ја превзема перикарпот или обвивката на плодот.

Кај голосеменските растенија не се формира триплоиден ендосперм. Ткивото кое ја врши функцијата на ендосперм е хаплоидно и се добива преку модификација на мегагаметофитот. Ембрионот во зрелото семе се состои од **радикула**, (ембрионален корен), **хипокотил**, за кого се прицврстени еден или повеќе котиледони и апекс кој содржи **плумула** (прв лист). Овие особини се карактеристични за дикотилните растенија. Кај монокотилните растенија организацијата на ембрионот е посложена, особено кај Graminae. Единствениот котиледон кај семето на овие растенија е рудиментиран и формира структура, позната како **скутелум**, а неговиот базален дел формира **колеоптил**, кој ги обвивува првите листови. Кај пченката, хипокотилот формира **мезокотил**.

**Колеоризата** обвиткува дел од радикулата и по потекло е метаморфозиран базален дел од хипокотилот. Семињата кои поседуваат развиен ендосперм имаат релативно мали ембриони и ваков тип на семиња имаат најголем број од дикотилните и монокотилните растенија.

Во текот на онтогенетскиот развој на семето се случуваат одредени биохемиски промени. Зрното во почетокот на развојот содржи околу 80% вода, и суви материи околу 20%. Подоцна, овој однос се менува и во полната зрелост семето содржи повеќе од 80% сува материја, а вода помалку од 20%. Општо земено, во семето се наоѓаат првенствено моносахариди и аминокиселини, кои тука се трансформираат во високомолекуларни соединенија - скроб, масни материи и белковини.

Во текот на созревањето на семето, активноста на хидролитичките ензими се намалува, се намалува и содржината на низа витамини (дехидрогеназа, пероксидаза и каталаза, додека активноста на полифенолоксидаза се зголемува). Исто така, се менува и хемискиот состав на семенската лушпа бидејќи во текот на стареењето се врши синтеза на лигнин, хемицелулоза, восок и одредени пигменти. На крај, се намалува интензитетот на дишењето, а се намалува и содржината на пепел во текот на развојот на семето. Никулецот содржи поголем процент на азот во споредба со ендоспермот. Интересно е да се каже дека и содржината на фосфор во ендоспермот е најголема во почетокот, а потоа непрекинато се намалува, додека во никулецот е обратно. Особините на плодот, односно семето, исто така, зависат од особините на цветот.

## 9.6 Градба и развој на плодот

Репродуктивниот период започнува со пренесување на поленот на стигмата од толчникот, а потоа следува 'ртењето на поленот и оплодувањето. По оплодувањето, започнува животот на новата **диплоидна генерација**. Меѓутоа, цветањето на растенијата не гарантира и успешно размножување, бидејќи полинацијата, оплодувањето, како и формирањето на семето и плодот зависат од многу внатрешни и надворешни фактори. Според морфолошката дефиниција, плодот е метаморфозиран плодник во кој се наоѓа семето. Кај многу растителни видови, плодот е сложен и во неговото формирање, освен плодникот, учествуваат и други делови од цветот, како што се цветната ложа, чашката, па дури и целиот цвет. Поради тоа, плодот претставува метаморфозиран орган на цветот, кој го заштитува семето до неговото зреење. Од сидот на плодникот се формира обвивката на плодот, или **перикарпот**. Сите процеси од полинацијата до зреењето на семето се одвиваат во внатрешноста на перикарпот. Кај скриеносеменските растенија, плодот е затворен и корелативните односи помеѓу вегетативните органи и плодовите имаат важна улога во физиологија на растенијата. Во развојот на плодовите се разликуваат неколку фази: полинација, оплодување, растење и развивање.

Плодовите кои се формираат само од плодникот се наречени **вистински плодови**, додека оние во чие формирање учествуваат и други цветни елементи се познати како **лажни плодови**. Кај црницата, во формирањето на плодот учествува и чашката. Сидот на плодовите, познат како **перикарп**, потекнува од сидот на плодникот. Во плодот се разликуваат 3 слоја: надворешен слој (егзокарп), среден слој (мезокарп) и внатрешен слој (ендокарп).

Формата и големината на плодовите се различни и поради тоа плодовите се поделени во две групи: прости и сложени. Простите плодови се формираат само од еден плодник и според градбата на плодниот сид се делат на **суви и сочни** (месести). Сувите плодови се поделени на плодови што пукаат (мешунки, мешок, кутијка) и плодови што не пукаат (крупa, мерикарпиум, оревче) и добро развиен сочен перикарп. Сложените плодови се формираат од два или повеќе плодници.

По оплодувањето од семеновиот зачеток настанува семе, а од околното ткиво се формира плод кај поголем број дрвенести растенија. По оплодувањето, ендоспермот почнува интензивно да синтетизира ауксини, кои го стимулираат растењето на плодот. Кога семето ќе созрее, тоа прекинува да издвојува ауксини и растењето на плодот се прекинува. Имајќи го предвид овој факт, денес ауксинот се користи доста во добивањето на партенокарпните плодови на разни плодови.

Младите зелени плодови, содржат максимална количина на азот, главно во форма на белковини, а цврстината на плодот е условена од нерастворливите пропектини, кои се наоѓаат во составот на средната плоча и клеточните мембрани. Со зголемување на клетките се појавуваат вакуоли, кои се исполнети со клеточен сок и во нив постепено се натрупува шеќер. Клеточниот сок содржи танински материи, органски киселини, пигменти (аутоцијани) и др. Созревањето на плодот се карактеризира со хидролиза на полимерните соединенија: скробот се хидролизира до попрости шеќери, се намалува содржината на белковини, а се зголемува содржината на растворливи форми на азот; протопектинот преминува во растворлив пектин; плодовите стануваат меки и доаѓа до разделување на танинските материи. За време на созревањето на плодовите, доаѓа до синтеза на терпени и нивните естери, кои на плодовите им даваат карактеристична арома, како и синтеза на нивните пигменти. Созревањето на масниот дел од плодот е стимулирано од етиленот во клетките.

Дишењето е најинтензивно кај незрелите плодови, додека во фазата на зголемување на димензиите на клетките, интензитетот на дишење постепено се намалува (во плодовите кои созреваат анаеробните процеси се развиваат постепено, а коефициентот на аеробност се намалува).

### 9.7 Партенокарпија

Поленот е богат со стимулатори на растењето, особено со ауксини. Количеството на ауксини во поленот е доволно веднаш по оплодувањето да предизвика почетна стимулација. Нивната синтеза во плодникот се зголемува и тие имаат стимулативна улога во растењето на плодот. Развојот на плодовите без оплодување и без семиња е познат како **партенокарпија**. Со примена на ауксини можат да се добијат партенокарпни плодови кај пиперка, домати, краставица и други растителни видови. Природни партенокарпни плодови се присутни кај некои комерцијални вариетети на банана, мандарина и смоква, во растењето на јабољко, круша, кајсија, слива и други.

### 9.8 Хемиски состав на семето

Семето ги содржи сите хемиски соединенија присутни во растенијата кои главно, се делат на оние што содржат јаглехидрати, белковини и масти. Помеѓу овие групи соединенија постојат цела низа премини од едни во други облици.

Од јаглехидратите, присутни во семето, на прво место според количината

доаѓа скробот, депониран во вид на скробни зрна. Големината на формата на скробните зрна може да послужат како детерминатор за секој вид. Покрај скробот, во семето се наоѓаат и хемицелулоза, прости и сложени белковини, масни киселини, разни витамини и цела низа физиолошки активни материи како што се ауксинот, хетероауксинот, биотинот и др. (табела 9.1).

Табела 9.1 Состав на семето кај некои растителни видови (%)

Растителен вид	Белковини	Маси	Скроб	Целулоза
Пченка	9.80	4.30	71.0	1.90
Пченица	13.5	2.10	69.6	2.40
Ориз	8.30	1.80	64.7	8.80
Овес	9.60	7.20	62.2	8.70
Грав	23.8	1.20	66.2	6.20
Соја	36.9	17.2	26.3	4.50
Кикиритки	30.5	47.7	11.7	2.50
Лен	23.5	36.3	24.2	28.1
Сончоглед	15.9	25.1	21.2	/
Орев	17.0	15.5	16.5	/
Бадем	22.0	57.7	16.0	/

Односот меѓу одделни компоненти на семето, како минерални, така и органски, се менува во текот на созревањето. Така, никулецот на пченицата секогаш има повеќе белковини отколку ендоспермот. Кај пченката процентот на белковини е најголем во почетокот на формирањето на плодот, а подоцна значително се зголемува процентот на скробот.

Созревањето на сочните плодови, како и созревањето на семето, е проследено со натрупување хранливи материи во нив. Кај овошките плодот во почетокот, главно, има кисел вкус, поради големата содржина на органски киселини, кои во тек на созревањето им го отстапуваат местото на шеќерите.

### 9.9 Долговечност на семето

Должината на животот на семето е од голем практичен интерес, бидејќи од него зависи колку долго семето може да се чува, а притоа да не се намали неговата биолошка вредност. Има примери, што кажуваат дека семето може да ја одржи својата животна способност дури и до 2.000 години, бидејќи, на пример, семето од фараонските гробници имало способност на никнење, па дури и давало иницијации на растение.

**Времениот период во кое семето може да ги сочува сите свои употребни својства (биолошки, прехранбени и технолошки) се нарекува долговечност.**

Првиот фактор што придонесува за должината на семето е содржината на вода во него. Често се поставува прашањето: „Дали постои одредена граница помеѓу нормалната содржина на вода во семето и губењето на животната способност“?. Има многу резултати кои зборуваат дека при сушење на семето, ако содржината на вода се намали на мал процент, доаѓа до губење на животната способност.

Табела 9.2 Виталност на семето на некои растителни видови во зависност на должината на периодот на чување изразена врз % на `ртливост на семиња на некои растителни видови (Сариќ, М., 1987)

Растителен вид	Период на чување во години												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	27
Пченица	92	95	87	88	74	78	24	0	0	-	-	-	-
`Рж	93	88	65	20	3	0	-	-	-	-	-	-	-
Јачмен	100	100	97	90	42	5	0	-	-	-	-	-	-
Овес	84	71	81	75	59	58	56	54	47	32	0	-	-
Лен	72	69	68	50	38	31	13	12	5	6	1	0	-
Репка	98	97	98	95	98	94	92	84	79	66	0	-	-
Луцерка	91	88	93	84	79	65	61	53	37	34	4	0	-
Црвена детелина	99	97	97	85	48	8	2	0	-	-	-	-	-
Бела детелина	86	77	80	79	71	48	23	16	12	8	1	0	-

Во овој случај, за губењето на `ртливоста не придонело само губењето на водата во семето, туку и високата температура. Исто така, има податоци дека кај некои видови семето може да поникне веднаш штом ќе созрее. Меѓутоа, ако се допушти семето да се исуши, тоа ја губи способноста за `ртење. Губењето на способноста за `ртење може да се објасни едноставно со созревањето на семето на несоодветна температура. Ако семето се чува во одредени услови на соодветна температура и влага, може да ја одржи `ртливоста и до 10 години. Затоа, при чување на семето треба да се води сметка за температурата и влажноста на средината.

Факторите што доведуваат до губење на `ртливоста на семето може да бидат сосема различни. Обично се наведува дека семето ја губи `ртливоста затоа што при одредени услови се трошат резервни материи. Друга претпоставка е дека семето ја губи `ртливоста заради дегенерација на ензимите. Забележано е дека губењето на виталноста на семето оди паралелно со денатурација на белковините. Најновите резултати покажуваат дека самооксидацијата на липидите е еден од важните фактори за губење на животната способност на семето. Во текот на стоене на семето доаѓа до натрупување на различни инхибитори на растот, како што се АВА и ИАА.

Познавањето на должината на животот на семето за одделни растителни видови е многу важно. Затоа, при долгогодишното чување на семето во одредени контролирани услови треба, по поминати неколку години, да се испитува процентот и енергијата на никливост на семето. Постојат податоци дека семето на некои корови никнало и по 40 години (*Amaranthus retroflexus*, *Brassica nigra* и др.).

### 9.10 Мирување на семето и дорманција

Мирувањето, или способноста да се задржи животната способност при намалена метаболичка активност и без видлив развој, е особено развиено кај семето и пупките. Досегашните истражувања главно се вршени на семето,

бидејќи тоа е многу полесно, за разлика од пупките кои се врзани за мајката растение.

За семето кое е обезбедено со оптимална влага, кислород за нормален аеробен метаболизам и поволна температура, а не никне, се вели дека е **дормантно**.

За семе кое не никне бидејќи не му се обезбедени понапред наведените услови (имбибација, респирација и синтеза на макромолекули) се вели дека **мирува**.

Многу семиња покажуваат дормантност веднаш по жетвата и за нив се вели дека поседуваат природна или примарна дормантност, или природно мирување, додека кај други дормантноста може да биде предизвикана од условите на средината на пример, воден стрес или висока температура. Затоа некои автори мирувањето го делат на:

- **Примарна или природно дорманција**
- **Секундарна или индуцирана дорманција**.

Доколку природното дормантно семе се држи во суви услови, степенот на дормантност вообичаено се намалува и семињата стануваат недормантни. Семињата кои се жнеат со висока влажност, ако истите се присилат на никнење, обично се добиваат ненормални и закржлавени растенија.

Мирувањето на семето зависи од надворешните фактори, а дорманцијата е резултат на неповолните внатрешни услови. Всушност, дорманцијата е адаптација на семето за негово расејување во одреден временски интервал. Така, на пример, семето од еден растителен вид 'рти првата година, а семињата на некои други видови 'ртат втората година. Причините за дорманција можат да бидат различни:

1. Прва причина е тоа што одреден број семиња имаат **рудиментиран ембрион**, како што се семињата на орхидеите.
2. Втора причина е што семето мора да помине одреден временски период во мирување, а постојат и ендогени фактори кои го спречуваат 'ртењето на семето.
3. Трета причина за дорманција на семето е непропустливоста на семенската обвивка за вода и гасови, како што се семињата на легуминозните растенија.

Во таков случај, неопходно е да се изврши механичко оштетување на семенската обвивка, појава позната како **скарификација**. При скарификација се врши природно или вештачко оштетување на семенската обвивка за да може семето да прими вода и да почне неговото 'ртење. Исто така, кај многу семиња како причина за дорманција се смета присуството на инхибитори на растот. Инхибиторите можат да бидат присутни во семето или во дел од свежиот плод. Во семето од домати или јаболко, често се присутни фенолни соединенија или апсцисинска киселина, кои имаат инхибиторна улога. За да почне 'ртењето кај овие семиња потребно е повеќе пати да се измијат со вода. Некои семиња (јаболко, праска круша) за да почнат да 'ртат, мора претходно да бидат изложени на ниски температури 0,5-1°C. Ако семето се одржува на ниска температура тој процес е познат како **стратификација**.

Некои семиња имаат потреба од сосема краткотрајно осветлување, а кај други семиња осветлувањето треба да трае континуирано неколку дена. Според тоа, семето може да се класифицира како семе на краток ден и семе на долг ден.



Притоа, акциониот спектар на светлината одговара на апсорпциониот спектар на пигментот фитохром.

Денес се знае дека природното мирување е наследна особина, условена од генетски фактори. Некои сорти имаат многу долг период на мирување (60 дена), а други многу краток (10 дена). Исто така, семето на некои сорти воопшто нема период на мирување, т.е. во услови на влага и температура тоа никне веднаш по жетвата. Појавата на никнење на некои семиња (пченица) додека се уште во класот на мајката растение се нарекува **вивипарија**. На овој начин, квалитетот на семето се намалува со што се намалува и неговата биолошка вредност.

### 9.11 Типови на мирување на семето

Во литературата постојат различни поделби на одделни типови на мирување, но главно, мирувањето на семето може да се подели на три групи, и тоа:

- **Егзогено (A);**
- **Ендогено (B,C) и**
- **Комбинирано (D).**

**1. Типовите на егзогеното мирување** се поврзани со непропустливоста на вода. Овде спаѓаат:

$A_1$  – мирување предизвикано од физички фактори што се однесуваат на пропустливоста на вода;

$A_2$  – мирување предизвикано со хемиски фактори што се однесуваат на содржината на разни инхибитори;

$A_3$  – мирување предизвикано со механички бариери за раст на нукулеот.

**2. Типовите на ендогено мирување** опфаќаат морфолошки (B) и физиолошки фактори (C). Морфолошките фактори се поврзани со различни текови на формирање на ембрионот, т.е. на неговата структура. Физиолошките фактори се поврзани со влијанието на температурата, светлината, кислородот, јаглендиоксидот и други врз можноста на никнењето на семето, т.е. врз реакцијата на поедините делови на семето на овие фактори.

**3. Типови на комбинирано мирување** се комбинации од претходните два типа.

**Тврди семиња.** Многу семиња кога ќе се најдат во поволни услови не `ртат, не затоа што се дормантни, туку затоа што се тврди. Тврдината е поврзана со непропустливоста на семенската обвивка за гасови, како што се  $CO_2$  и  $O_2$ . Овие семиња не бабрат, меѓутоа, доколку се отстрани нивната обвивка, доаѓа до нормално никнење (*Fabaceae*, *Lamiaceae* и *Malvaceae*). Во природни услови, до отворање на тврдите семиња може да дојде на пример после, пожари, скарификација (дејствување на микроорганизми) и др. Семенската обвивка е единствена заштита на ембрионот од надворешните фактори. Откако семето ќе се одвои од растението мајка, тогаш на семенската обвивка може да се забележи лузна (хилум) што го обележува местото за кое семето било поврзано за фуникулусот. Кај многу семиња, на едниот крај од хилумот постои мал отвор познат како **микропила**. Познавањето на типот и квалитетот на семенска обвивка е многу важно, бидејќи овој дел од семето може да има решавачка улога при детекција на условите и времето потребни за `ртење на семето.

**Семиња осетливи на температура.** Дневните варирања на температурата во почвата се менуваат скоро на секој сантиметар длабочина, така што во

делот од почвата во кој семето нормално се става да никне температурите можат да бидат екстремни, од 5° па сè до 35°C во текот на 24 часа. Кај многу видови, дормантноста се прекинува ако навлажнето семе се изложи на ниска температура, помеѓу 0 и 10°C, во период од 7-180 дена. Овој процес се нарекува стратификација на семето и може да се спореди со вернализацијата (јаровизацијата) која предизвикува цветање. Влијанието на ниските температури за прекинувањето на дормантноста на семето се нарекува **стратификација на семето**. Вернализацијата (јаровизацијата) значи преминување на една форма од зимсак во пролетна (vernum=пролет), кога ниската температура влијае врз цветањето, односно преминувањето од вегетативна во репродуктивна фаза.

**Светлината и никнење на семето.** Семињата што реагираат на светлината се наречени **фотобластични**, а тие кои не реагираат **нефотобластични**. За тие семиња кај кои светлината може да го потпомогне никнењето се наречени позитивно фотобластични, а кога светлината го задржува или спречува никнењето, тогаш се наречени негативно фотобластични семиња. Постојат два типа фотобластични семиња:

- **фотосензитивни**, кај кои краткото изложување на црвена светлина предизвикува `ртење (салата),
- **фотопериодични**, семиња што `ртат само ако повторно се изложат на светлина.

Двата типа се под контрола на фотохромот. Кај некои семиња, како што е домотот, фотосензитивноста може да биде предизвикана од изложување на црвена-темно црвена светлина. Во овој случај, сензитивноста се намалува или се отстранува со никнење на семето на ниска температура. Некои семиња имаат потреба од сосема краткотрајно осветлување, а кај други семиња осветлувањето траба да трае континуирано неколку дена. Според тоа, семето може да се класифицира како **семе на краток ден** и **семе на долг ден**. Прекилот на дормантноста е енергетски зависен процес предизвикан со црвената светлина и може да биде трансформиран со темноцрвена светлина. Повторно, со изложување на темноцрвена светлина овој процес е енергетски зависен и е потребна црвена светлина за `ртење.

### 9.12 `Ртење на семето

За семе што `рти се вели тогаш кога коренчето ќе излезе низ надворешната обвивка. Тоа е првиот забележителен знак дека семето `рти. Меѓутоа, пред појавата на коренчето, во семето се случуваат многу биохемиско-физиолошки и морфолошки промени кои тешко се забележуваат.

Процесот на `ртењето на семето може да се подели на три фази:

1. **Примање на водата (имбибација)** е првата фаза во `ртењето на семето.

Во првата фаза се одвиваат процеси што овозможуваат `ртење на семето, а тоа се примање на вода, бабрење, активирање на постоечките ензими и разградување на резервните материи во семето.

2. **Активирање на метаболичките процеси** се одвива со примањето на водата и се јавува како последица на зголемениот потенцијал на матриксот. Вкупниот воден потенцијал на семето тогаш е изедначен со водениот потенцијал на почвата. Во оваа фаза се одвиваат главните метаболички процеси, а како резултат на тоа, започнува растењето на коренчето кај недормантните растенија.

Почетокот на респираторните процеси е првиот знак за зголемена метаболичка активност, а тоа се забележува како резултат на брзото примање на кислородот.

3. **Фазата на митотичка делба** е проследена со растење на коренот од `ртулецот. Оваа фаза спаѓа во групата на постгерминативни појави. Доколку дојде до дехидратација во оваа фаза, семето губи животоспособност за повторно никнење. Затоа, некои физиолози оваа фаза ја сметаат за вистинска фаза во никнењето на семето.

### 9.13 Фактори што влијаат врз `ртењето на семето

Врз процесот на никнење на семето влијаат голем број надворешни и внатрешни фактори. Дејството на сите овие фактори е тесно поврзано. Вообичаено овие фактори се поделени во три групи и тоа: физички, хемиски и биолошки фактори.

#### 9.13.1 Физички фактори

**Температура.** Температурата значително влијае врз сите физиолошки процеси во растението, па со тоа влијае и на `ртењето на семето. Семето од некои растителни видови може да `рти и при температури од 0°C, додека други растителни видови, (обично оние од нашите климатски подрачја што се сеат доцна на пролет), бараат поголеми температури (табела 9.3). Постојат колебања во односот на кардиналните температурни точки, не само помеѓу одделни видови туку и меѓу сортите. На пример, на температура од 10°C, семето од домот кај една сорта никне по 18 дена, кај друга по 46, а кај трета по 120 дена.

Со што би можело да се објасни фактот дека семето од еден растителен вид никне на мраз, а кај друг при температура од 20°C? Се претпоставува дека ова е поврзано со различниот оптимум за активност на ензимите и физичко-хемиските особини на белковините. Докажано е дека оптималната температура за најголемата активност на амилазата е во границите од 26-57°C. Оваа температурна разлика зависи од бројни биолошки особини на семето.

Наизменичната промена на температурата, како и дејствувањето со високи температури, кај некои семиња може да покаже стимулативно влијание. Така, ако семе од луцерка се држи 8 часа при 60°C се зголемува енергијата на никнење за 40%. Термичката обработка на домотот во тек на 2,5-3,5 часа, при температура од 45°C се препорачува како фитотехничка мерка во производството или селекцијата при одбирање на нови сорти.

Табела 9.3 Минимални, оптимални и максимални температури на никнење на семето кај некои земјоделски култури.

Растителен вид	Температура °C		
	Минимум	Оптимум	Максимум
Пченица	4-4,5	20	30-32
Јачмен	4-4,5	25	28-30
Пченка	8-10	31,5-35	40-44
`Рж	1-2	25	30
Овес	4-4,5	25	30
Грашок	1-2	30	35

Леќа	4-4,5	30	36
Граорица	1-2	30	35
Диња	12-15	35	40
Тутун	13-14	28	35
Лен	1,5-3	25	30
Тиква	12	31,5-34	40

Може да се констатира дека минималната температура за никнење на семето кај најголем број растителни видови и околу 0-10°C, оптималната околу 15-25°C, а максималната околу 35-40°C.

Секако дека при ова треба да се имаат предвид и други фактори, а особено влажноста, бидејќи при различни комбинации на температури и влажност, физичките, биохемиските и физиолошките процеси се одвиваат со различна брзина. Сите овие фактори влијаат на нееднаквото будење на животот во семето.

**Светлина.** Се претпоставува дека кај семето, кај кое светлината го стимулира никнењето под влијание на црвената светлина  $P_{560}$  преминува во активна форма  $P_{730}$  која го стимулира овој процес. Кај семињата каде светлината го инхибира овој процес, тоа семе може да никне и на темно, бидејќи имаат доволна количина фитохром  $P_{730}$ .

**Притисокот, ултразвукот, електрицитетот,** како и **зрачењето**, покажуваат влијание врз никнењето, но нивниот ефект сè уште не е доволно проучен.

### 9.13.2 Хемиски фактори

**Вода.** Зрелите семиња, обично содржат помалку од 20% вода. Поради тоа, сувите семиња имаат многу низок потенцијал за вода, дури и до 100 МПа. Кога семето ќе се најде во водена средина, се јавува еден почетен период во кој многу бргу доаѓа до зголемување на содржината на влажноста. По овој период, примањето на вода е значително побавно сè додека содржината на вода не достигне вредност од околу 60% од почетната сува маса. Ова второ ниво на зголемување го задоволува матичниот потенцијал, кој доведува до хидратација на макромолекулите, а потоа се јавува осмотскиот потенцијал, што го создава клеточниот сок и кој на крајот дозволува пораст на врвот на коренот.

Кај семе кое е претходно третирано со високи температури, се јавува само првата етапа за примање на водата, што укажува на фактот дека примањето вода е чист физички процес. Примањето на водата обично се врши низ микропилата, а како резултат на примањето на водата семето го зголемува својот волумен, односно бабри.

Водата е неопходна средина за активирање не само на ензимите, туку и на митохондриите. Овие органели интензивно примаат вода веќе по 10-20 минути бабрење и истите се зголемуваат 2-3 пати. Во семето постојат материи кои бабрат (белковини, скроб и др.) и материи што не бабрат (масни материи, каротеноиди, токоферол и др.). При бабрењето на скробот може да се врзе до 35% вода, белковини до 250%, а слуз до 800%. Затоа е разбирливо дека семе кое содржи повеќе скроб ќе впира помалку вода од семе кое во себе содржи повеќе белковини.

За да почне семето да никне е потребно неговата воздушно сува маса да прими одреден процент на вода, и тоа: пченицата 45%, пченката 30%, оризот 25%, сојата 50%, гравот 100% и др. Од друга страна, најдобар развиток на `ртулецот на сите температури е, обично, при влажност на земјата од 50-60 %.

**Кислородот и другите фактори.** Одамна е констатирано дека кислородот е неопходен за процесот на `ртење на семето. Семе од киселец и камилица никне при содржина на кислород од 0,5-4,3 %, додека семе од див овес `рти при концентрација на кислородот од 6-8 %. Многу често недостаток од кислород семето чувствува кога ќе дојде до поплавување, а што доведува до намалување на `ртливоста. Во полски услови недостаток на кислород се забележува при зголемена влажност на почвата, длабокото поставување на семето, како и формирањето на покоричка на површината на почва.

При недостаток на кислород во водата колеоптилот од оризот забрзано расте, а коренчиња не се развиваат. Ова е еден од начините на прилагодување на оризот во анаеробни услови. Колеоптилот се издолжува, наоѓајќи средина богата со кислород. Во семето секогаш се наоѓа алкохол дехидроганаза (ADH), што го катализира етанолот. Благодарение на зголемената активност на ADH, овој алкохол понатаму се користи од страна на `ртулецот. Доколку семето не синтетизира ADH, тоа веројатно би загинало дури и од незначително натрупување на етанол во него.

**Неоргански и органски супстанции.** Некои резултати покажуваат дека процентот на `ртење на семето зависи од видот на минералните ѓубрива, јачината на концентрацијата и сортата. Ѓубриња со нешто поголеми количини на суперфосфат и чилска шалитра покажува позитивно влијание врз `ртливоста на семето од пченицата.

### 9.13.3 Биолошки фактори

**Онтогенетски развиток на семето.** Семето кај голем број растенија, добиено 5-6 дена од оплодувањето, има способност на никнење. `Ртулецот од вакво семе е слабо во споредба со `ртулецот добиен од семе со нормална зрелост. Виталноста на растенијата добиени од незрело семе е послаба во споредба со растенија добиени од зрело семе. Степенот на онтогенетскиот развој на семето е важен за земјоделската практика, а исто така, и во работата на селекцијата на растенијата. Според некои автори, периодот на мирување е пократок кај незрело семе од периодот на мирувањето кај зрело семе, што овозможува добивање на голем број хибридни генерации во една година.

**Период на мирување.** Врз `ртењето на семето влијае и должината на периодот на мирување на семето. Познато е дека потполно зрело семе, веднаш по жетвата не може да `рти и да никне бидејќи не го поминал периодот на мирување. За наши услови, периодот на мирување е важен, затоа што во периодите со врнежи семето може да `рти додека сè уште е на стеблото, или по жетвата. Практично, овие сорти и немаат период на мирување, а нивното проникнување, секако, влијае на приносот и нивниот квалитет.

**Големината на семето.** Односот помеѓу големината на семето и `ртењето, големината на семето и растењето на растението како и големината на семето и приносот, се многу важни прашања за практиката. Од поситните семиња се добиваат растенија со послаба виталност, кои даваат помал принос во споредба со растенијата добиени од покрупно семе.

**Потекло на семето.** Најновите истражувања покажуваат дека семето од една иста сорта, добиено од растенија одгледувани во различни агроеколошки услови, дава растенија со различна продуктивност.

**Степен на хибридноста и категоризација на семето.** Познато е дека степенот на хибридноста не влијае само врз приносот, туку и врз `ртењето на семето. Инбред линиите на пченка имаат помал процент и енергија на никнење во споредба со нивните хибриди.

**Микрофлора.** Во почвата се наоѓаат микроорганизми кои во процесот на својата животна активност можат неповолно да влијаат врз `ртењето и никнењето на семето, како врз подоцниот раст и развиток на растението. Тие формираат специфични материи, отровни за семето и растението. Меѓутоа, некои микроорганизми можат и стимулативно да влијаат врз никнењето на семето.

**Гиберелини.** Во високи концентрации гиберелинот ја прекинува дормантноста на позитивно фотобластичните семиња (*Lactuca scariola*), негативно фитобластичните семиња (*Phacelia tanacetifolia*), како и на нефотобластичните семиња, кои бараат стратификација (див овес). Сите гиберелини не се подеднакво ефективни. Најдобри резултати се постигнуваат со примена на  $GA_3$ , а потоа следат  $GA_1$ ,  $GA_2$ ,  $GA_5$ ,  $GA_7$  и  $GA_9$ , што зависи и од растителниот вид. За дејството на гиберелините врз `ртењето на семето има различни мислења. Така, некои автори имаат добиено резултати кои покажуваат дека третирано семе со гиберелини го зголемува процентот на полирибозоми, но нема промени во mRNA, додека други автори нашле позитивна корелација меѓу овие два процеса. За време на созревањето на семето, содржината на гиберелините се зголемува, а потоа се намалува. Од оваа произлегува дека ендогените гиберелини, веројатно го контролираат мирувањето на семето, но не предизвикуваат `ртење.

**Цитокинини.** Кинетинот предизвикува `ртење кај фотосензитивните семиња, на пример, кај салатата. Различни цитокинини предизвикуваат различна ефикасност и покажано е дека синтетските цитокинини се многу поефективни од природните.

**Етилен.** Етиленот го поттикнува `ртењето на семето. Дормантни семиња од кикиритки, третиран со етилен можат да `ртат. Докажано е дека етиленот може да ја зголеми инхибицијата на темноцрвената светлина, односно да покаже ист ефект како со третман од црвена светлина.

**Апсцисинска киселина.** Суви и дормантни семиња, обично содржат релативно висока концентрација на АВА. Во некои случаи, концентрацијата на АВА кај овие семиња, (споредена со она од недормантни), е незначително различна. Ефектот на АВА е многу поизразен при `ртење на повисоки температури, отколку при ниски, и кај стратифицирани семиња. Друг проблем што се поврзува со дејствувањето на АВА е нејзината дистрибуција во семето. Таа повеќе дејствува на средишниот дел отколку на семенската обвивка.

**Индолоцетна киселина.** Семиња третиран со IAA покажуваат намалено `ртење, но има и такви кај кои IAA не влијае на никнењето.

#### 9.14 Фази при `ртење на семето

Имајќи го предвид сето досега кажано, `ртењето на семето може да се подели на следните фази:

1. примање на водата или имбибација и бабрење на семето,
2. цитокинините го неутрализираат дејството на природните инхибитори на `ртењето,
3. почеток на синтезата на гиберелини во ембрионот,
4. гиберелините дифундираат во алеуронскиот слој и индуцираат синтеза на хидролазата,
5. хидролазите ја мобилизираат резервната материја на ендоспермот,
6. цитокинините и ауксините од ендоспермот влијаат врз растот на ембрионот,
7. односот на одредени материи за раст во ембрионот се менува,
8. впивањето на вода продолжува, а со делбата на клетките ембрионот расте,  
и
9. семето почнува да `рти.



## 10. ФИЗИОЛОГИЈА НА ОТПОРНОСТА КАЈ РАСТЕНИЈАТА

Во зоните со умерена и континентална клима, условите за живеење не секогаш се поволни за одвивање на животниот циклус, така што растенијата се изложени на различни биотички и абиотички стресни услови, што неповолно влијаат врз нивниот развиток и растење. Недостигот на вода во почвата и воздухот, ниските или многу високите температури се едни од најважните неповолни фактори со кои растението се сретнува во својот онтогенетски развиток. Способноста на растенијата да се прилагодуваат кон надворешните услови, често означува и одржување на сопствениот живот.

Сите растенија имаат насмразни морфолошки и екофизиолошки адаптации, што овозможуваат да преживеат и во своето живеалиште да бидат успешни во конкуренцијата со другите видови. Всушност, овие адаптации кај растенијата овозможуваат нивна толерантност и отпорност на растенијата спрема стресот. Способноста на растенијата да се приспособуваат кон неповолните услови на средината, без да настанат оштетувања на организмот, претставува адаптација. Толеранцијата на неповолните надворешни услови претставува генетски одредена способност за аклиматизација на растенијата. Од биохемиски аспект, аклиматизацијата е способност на растението да синтетизира нови протеини што е предизвикано од стресот. Притисокот или тензијата што ги наметнуваат неповолните надворешни фактори на растението е наречено **стрес**.

Во зависност од карактерот на неповолните влијанија и способноста на растенијата да се противстават на стресот, е потребно да се зборува за

- отпорност на растенијата на ниски температури, (студоотпорност),
- отпорност на растенијата на мраз,
- отпорност на растенијата на високи температури, (топлоотпорност),
- отпорност на растенијата на недостиг на вода,
- отпорност на растенијата на суша,
- отпорност на растенијата на соленост на почвата,
- отпорност на растенијата спрема промена на рН вредноста на средината,
- отпорност на растенијата на анаеробни услови,
- отпорност на растенијата на болести.

### 10.1 Отпорност на растенијата на ниски температури

Во текот на зимските, а понекогаш и есенските или дури и пролетните месеци, температурата се спушта ниско под нулата. Во областите со умерена и континентална клима, не се ретки температури од  $-10^{\circ}\text{C}$  до  $-25^{\circ}\text{C}$ , или уште пониски и под  $-30^{\circ}\text{C}$ . Во вака сурови услови на живеење, растенијата измрзнуваат, но со можност да се повратат во живот, доколку измрзнувањето не е долготрајно, а организмот е подготвен за издржување на ниски температури. Температурите што се под точката на замрзнување дејствуваат на тој начин што водената пареа од меѓуклеточните простори создава мразени кристали, а со тоа ја извлекува водата од живите клетки. Извлекувањето на водата продолжува сè додека траат ниските температури, така што меѓуклеточните простори се исполнети со мразени кристали, а клетките остануваат со дехидрирана протоплазма. Доколку притисокот на мразените кристали врз клетките е голем и долготраен, може да предизвика сериозни механички оштетувања,

што е една од причините за угинување. Но, главно, клетките изумираат поради недостигот на вода во протоплазмата, со што се нарушуваат осмотските својства (семипермеабилноста на плазмолемата и тонопластот), а плазмените колоиди коагулираат. До денатурација на плазмените колоиди доаѓа главно поради промената на сулфидните врски, што со еден лабилен облик каков што е S-H, преминуваат во стабилен дисулфиден S-S облик. Угинување на плазмата настанува заради губење на важните за живот процеси со губење на S-H врските. Подготвувањето на организмот за ниски температури се состои во отпорноста против оксидацијата на S-H врските во белковини. Тоа станува, првенствено, со снижувањето на количеството на слободната вода, со што овозможува зголемување на содржината на S-H врските.

Но, отпорноста на растенијата спрема ниските температури, претставува сложен процес, просмразен со биохемиско физиолошки и промени кои придонесуваат да се зголеми содржината на растворените шеќери и аминокиселините, како и други нискомолекуларни соединенија. Паралелно со хидролитичките процеси и образувањето на нискомолекуларните шеќери, се намалува вкупното количество на вода, а се зголемува количеството на врзаната вода. Како резултат на сите овие активности, е зголемена вискозноста на протоплазмата и се менува нејзината подвижност. Со отпорност, растенијата се здобиваат во долгите есенски денови, на температури блиски околу нулата, кога продуктите на фотосинтезата изведени во текот на денот, преку ноќта се хидролизирани и се доведуваат во растворлива состојба. Подолготрајното дејствување на температури блиски до нулата позитивно влијае врз подготвувањето на растенијата за отпорност кон многу ниските температури. Таквите растенија, без поголемо оштетување, можат да издржат температури и до  $-30^{\circ}\text{C}$ . Наспроти нив, растенијата изложени на остар премин од високи на не многу ниски температури (на пр. мразеви во доцна пролет -  $8^{\circ}\text{C}$ ) поради високата содржина на вода и нерастворливи шеќери, како и др. процеси, можат да угинат од измрзнување.

Нелеталното измрзнување може да остане без посмразици, ако растението се држи на темно и ниски температури, а со тоа му се дава можност да ја задржи водата во меѓуклеточните простори, од каде што протоплазмата по враќањето на своите семипермеабилни својства, повторно ќе може да ја вовлече водата во клетката. Така дехидрираната протоплазма одново се здобива со вода, којашто во спротивно би испарила, а растението би угинало од исушување, како посмразица на измрзнувањето.

Според отпорноста на ниски температури, растенијата можат да се поделат во 3 групи:

- 1. Првата група** ја сочинуваат растенија што страдаат на позитивни ниски температури (од  $+1$  до  $+3^{\circ}\text{C}$ ), како што се краставиците и многу тропски и суптропски растенија.
- 2. Втората група** е составена од растенија што умираат на температура околу точката на смрзнување, на пример грав, домот и др.
- 3. Во третата група** спаѓаат растенија што се смрзнуваат на негативни ниски температури. Во оваа група спаѓаат растенија од умерениот и супполарниот појас, како и планинските видови.

За да можат растенијата да го поднесат негативното влијание на ниските температури, тие треба да го поминат периодот на **калење**. Калењето е процес

на сложени биохемиско - физиолошки промени што ја штитат клетката како од смрзнување, така и од претоплување, а обезбедуваат отпорност на растенијата спрема ниски и високи температури. Калењето се одвива во 2 фази: првата е на температура околу 0°C, а другата на негативни температури.

Во *првата фаза од калењето* доаѓа до хидролиза на скробот, што е основна функција за заштита на протоплазмата од коагулација при негативни температури. Истовремено, белковините преминуваат во постојаниот структурен облик, кој е отпорен на денатурација. Исто така, се забележува натрупување на слободни аминокиселини и масни киселини. Генерално, може да се каже дека во првата фаза доаѓа до активирање на хидролитичките ензими и до зголемување на нискомолекуларни соединенија и осмотски активни органски материи. Спрема тоа, предуслов за успешно одвивање на калењето е насобирање на доволни количини на продуктите од фотосинтезата. Тие растенија кои имаат висока продуктивност на фотосинтезата при ниски температури, а релативно низок интензитет на дишење, по правило го завршуваат периодот на калењето со зголемена концентрација на осмотски активни материи. Големата отпорност на озима житата се состои токму од нивната способност и при ниски температури да имаат висока фотосинтетичка активност.

*Втората фаза од калењето* се одвива на температури под 0°C, кога се зголемува пропустливоста на клеточната мембрана за вода. Во клетката се намалува содржината на слободна вода, а се зголемува содржината на врзана вода. Ако клетката содржи помалку слободна вода, можноста да формираат мразени кристали, во клетката и надвор од неа, се помали. При поголема содржина на врзана вода се намалува излегувањето на водата во меѓуклеточните простори, а со тоа и формирањето на мразени кристали се намалува. Според тоа, може да се заклучи дека отпорноста на растенијата спрема ниски температури е поголема доколку во клетката содржината на хемиски врзана вода е поголема, и воопшто ако самата вкупна количина на вода во клетката е помала.

## **10.2 Отпорност на растенијата на мраз**

На негативните ниски температури водата во растенијата се смрзнува, а со тоа во клетките се формира мраз. Доколку мраз се формира во внатрешноста на клетката, веднаш доаѓа до угинување, затоа што кристалите на мразот ја нарушуваат структурата на протоплазмата и прават механички притисок врз клеточната мембрана. Затоа, отпорноста на растенијата спрема мраз е способност на клетката да формира кристали на мраз во меѓуклеточните простори. Ако мразот, првенствено, ги исполнува меѓуклеточните простори, не предизвикува голем отпор, а со тоа е и помала опасноста за растението. Забележано е дека поголем број помали кристали мраз предизвикуваат помала штета, отколку помал број, а поголеми кристали.

Во природата опаѓањето на температурата ретко поминува 1°C на час, што овозможува дел од водата благовремено да ја напушти клетката и да помине во меѓуклеточниот простор. Брзината на опаѓањето на температурата ја одредува: брзината на формирањето, големината и местото на кристалите на мразот. Ако температурата опаѓа брзо, тогаш кристали на мраз на температура под 0°C се создаваат во внатрешниот дел на клетката, дури и кај растенија кои се отпорни на мраз.

Забележано е дека растенијата отпорни на мраз имаат голема отпорност и на суша. Растенијата отпорни на суша обично содржат помалку вода и благодарение на тоа својство во нив при ниски температури се формира помалку мраз.

Шеќерите, посебно сахарозата, потоа и некои аминокиселини, ја штитат мембраната од оштетување при ниски температури. Се смета дека тие ја намалуваат дисоцијацијата на периферните протеини на мембраната при дејството на ниските температури. Тие ја зголемуваат и стабилноста на интегрираните протеини во мембраната, што го потврдува и интензивниот транспорт на електрони во изолирани хлоропласти во присуство на сахароза и некои аминокиселини и на ниски температури.

Способноста на растителните клетки да го преживеат замрзнување е искористена за експерименталната постапка што се вика **криопрезервација**. Криопрезервацијата претставува одржување на ткивата или вегетативните органи на температура од  $-80^{\circ}\text{C}$  (во течен азот), а потоа настапува нивно оживување и продолжување на процесите на растење и развиток. При замрзнувањето на ткивата се употребуваат криопротектори, односно супстанции што овозможуваат да се заштити клеточната структура. Криопрезервацијата има големо значење за заштита на ретки и ендемични растителни видови.

### 10.3 Отпорност на растенијата на високи температури.

Освен ниските температури, и високите температури, исто така, придонесуваат растенијата да паднат во состојба што води кон нивниот крај. Тоа се главно, температури повисоки од  $35^{\circ}\text{C}$ , што обично доведуваат до коагулација на белковините, што е една од причините за загинување на високи температури. При зголемувањето на температурата над  $35^{\circ}\text{C}$  (а за некои и над  $40^{\circ}\text{C}$ ), настапуваат низа нарушувања во целосната активност на растението. Се забрзуваат процесите на растењето, се засилува дишењето и размената на материите, се зголемува пропустливоста на протоплазмата. Деструктивните процеси доведуваат до распаѓање на хлорофилот, издвојување на витамините во слободна форма и активирање на низа ферменти, посебно од групата хидролази. Без некаков ред, започнува разградувањето на низа резервни материи, меѓу кои и оние што претставуваат животни важни материи. Во услови на високи температури, доаѓа до разградување на белковините и појава на амонијак, како и на други токсични меѓупродукти. Присуството на амонијакот во органите на растението, без можност да се вовлече во некои синтетички процеси, предизвикува труење. Ослободената енергија од активираните оксидативни процеси, не успева да се вгради во АТР, туку се преобразува во топлинска енергија, растението се прегрева, што води до уште поголеми нарушувања во протоплазмата.

Растенијата се заштитуваат од прегревање на различни начини. Видна улога во снижување на температурата има транспирацијата. Растенија кои имаат ниска транспирација имаат висок процент на врзана вода и изразена вискозност на плазмата. Современите испитувања покажуваат дека во растенијата што се отпорни на високи температури не е пронајден амонијак, туку аланин. Освен тоа, во овие растенија е забележана смалена хидролиза на белковини, со способност за брз повраток во состојба што не ја нарушува субмикроскопската структура на протопластот. Високата содржина на растворените шеќери е од особено

значење во некои од процесите на дишењето и оксидативната фосфорилација, коишто се изведуваат во митохондриите, без некои поголеми оштетувања.

Според тоа, отпорно на високи температури е онаа растение што е способно, во помали или поголеми размери, да ги зачува од нарушување процесите на синтезата, или да ги неутрализира образуваниите отровни продукти, појавени во метаболизмот. Докажана е зависноста меѓу способноста на ткивата да ресинтетизираат насобран амонијак и отпорност кон високи температури.

Влијанието на високите температури врз растителните органи е различно. Високите температури го оштетуваат вегетативниот конус, со што се попречува неговото диференцирање во зачетоците на цветот или соцветијата. Високите температури, (во моментот на полинизацијата), доведуваат до нецелосно образување полен и семе, пупки со ограничена фертилност. Меѓутоа, дејството на високите температури за време на формирањето на плодовите и нивното дооформување е сосема поволно. Од вегетативните органи страдаат сите зелени и нездрвенести органи, додека органите со секундарно нарастување имаат поголема отпорност.

Различни растителни видови можат да поднесат различни максимални температури. Во физиолошко активна состојба се хетеротрофни термофилни бактерии и на температура од 90°C, а фотоавторфните од 70 до 73°C. Термофилните габи од 61 - 62°C, а поголем број виши растенија од умерениот појас од 42 - 46°C. Вишите растенија можат да опстанат ако се изложени на високи температури до 60°C само 30 минути. Констатирано е дека C<sub>4</sub> и САМ растенијата се одликуваат со поголема отпорност на високите температури, како и кај растенија кај кои стомите се затвораат под влијание на високи температури, бидејќи ладењето по пат на транспирација во текот на денот кај нив е обично помало за разлика од другите растенија.

Отпорноста на растенијата зависи и од должината на траењето на високите температури, како и од периодот на калењето. Во текот на калењето се зголемува термостабилноста на ензимите, и благодарение на тоа, се зголемува и отпорноста на растението. Се смета дека во текот на калењето доаѓа до формирање на заштитни супстанции (шеќери, аминокиселини и други нискомолекуларни супстанции), кои ја стабилизираат структурата на протеините, или ја забрзуваат нивната синтеза.

Со зголемување на температурата само за неколку степени над оптималната, може да започне синтезата на протеини, но исто така и при брзи топлотни удари. Протеините кои се синтетизираат во вакви услови се наречени **протеини на топлотен удар** или **HSP** (HSP= heat shok proteins). Синтезата на HSP во услови на зголемена температура е карактеристична реакција кај сите живи организми. Таа се одвива многу брзо, а протеините на топлотниот удар имаат маса од 15-18 kD.

Штетното дејство од високите температури може да се ублажи со добра обезбеденост со вода и рамнотежена и умерена минерална исхрана. Вишокот на азот или недоволната обезбеденост со калциум, неповолно влијае на отпорноста на растението на високите температури.

### 10.5. Отпорност на растенијата на суша

Сувоземните растенија во пределите со мали атмосферски врнежи често трпат недостиг на вода, што се нарекува суша. Ниската релативна влажност на воздухот и високата температура ја сочинуваат атмосферската суша,

додека исушувањето на почвата во отсуство на вода достапна за растението е почвена суша. Најнапред се јавува атмосферската суша, која во пролетните месеци само по исклучок може да биде просмразена и со почвена суша. По долготрајното дејство на атмосферската суша, почвата се исушува и настапува почвена суша. Таа најчесто се јавува во текот на летните месеци, кога резервите од зимската влага се истрошени, бидејќи летните дождови се краткотрајни и недоволни. Во Република Македонија атмосферската суша може да почне рано напролет, а понекогаш во истото време настапува и почвената суша. Во летните месеци, често и во есенските, почвената суша е редовна појава, а поради неа се одложуваат есенските подготовки на почвата. Атмосферската суша е, всушност, претоплување на воздухот, за разлика од почвената која се карактеризира со обезводнување и со претоплување на почвата.

Според односот кон водата, постојат неколку еколошки групи на растенија. Сувоземните растенија можат да се класифицираат во 3 групи: **хигрофити**, **мезофити** и **ксерофити**.

**Хигрофитите** се прилагодуваат на постојано влажно земјиште, т.е. на влажно земјиште и на атмосфера заситена со влага. Тие имаат хигроморфна градба, т.е. структура што им ја олеснува транспирацијата. Во хигрофити спаѓаат многу растенија што се прилагодени за сенка. Тие се неотпорни на суша, и во услови на недостаток на вода многу брзо венеат.

**Мезофитите** според своите особини заземаат положба помеѓу растенијата на влажни и суви живеалишта. Тие се наоѓаат на умерено влажни и добро аерирани земјишта. Поголем број од одгмразуваните култури спаѓаат во оваа група на растенија. Освен типични мезофити, постојат и голем број на преодни форми кои по својата градба и метаболизам се приближуваат до ксерофитите – ксеромезофити или до хигрофитите – хигромезофити.

**Ксерофитите** се растенија прилагодени на почвена и атмосферска суша. Тие се распространети во области со сува и топла клима. Тие добро ја поднесуваат физичката и физиолошката суша.

Отпорноста на растенијата на суша, настанува во онтогенетски развој на растенијата, а исто така се јавува и како филогенетски карактер. Така, на пример постојат групи растенија адаптирани за живот кон минимални количества вода, со изразито прегревање на воздухот (кактуси и други видови на ксерофити). Но, исто така, и многу од културните растенија (на пример, сорти пченици) одгмразувани уште од најраните етапи на нивниот развој, во услови на почвена и атмосферска суша успеваат подобро да се противстават на сушата, отколку растенијата од иста сорта, што во вегетативниот пораст имаат поволен воден режим, а потоа се подложени на исушување.

Штетното дејство на почвената и атмосферска суша се состои, пред сè, во нарушувањето на синтетската способност на растенијата и води до неконтролирана хидролиза на важните структурни компоненти на протоплазмата. Се нарушува колоидниот состав на протоплазмата, со што се изменуваат основните физчко-хемиски карактеристики (на пример, вискозноста, еластичитетот и други својства). Покрај промената на метаболичките процеси, се забележува промена во активноста на оксидативните ферменти, се забавува фосфорилацијата на шеќерите и се намалува акумулирањето на енергијата на АТР, се засилува преобразувањето на хемиската енергијата во топлинска



енергија. Забрзаното дишење оневозможува формирање на сите киселини од Кребс-овиот циклус, а со тоа се отстранува можноста за синтеза на важните аминокиселини. Транспирацијата, што во атмосферската и почвената суша може да биде висока, доведува до неконтролирано испарување на водата, кое ако не може да се надополни со дотур на вода од почвата, настапува овенување.

Во посмразната деценија на минатиот век, откриени се многу гени што специфично се активираат под дејство на сушата (Bragu, 1993). Така, некои гени произведуваат протеини, чија функција е да ги заштитат клеточните структури од недостаток на вода. Тие биле откриени во ембрионите, кои во посмразната фаза од ембриогенезата биле изложени на суша и, поради тоа, се наречени **протеини во доцната ембриогенеза** или **LEA протеини** (=late embryogenesis abundant). При воден дефицит, lea гените се активираат не само во ембрионите, туку и во сите растителни ткива. Многу гени, чија експресија е предизвикана од суша се наоѓаат и под контрола на АВА. Од друга страна, АВА дејствува врз експресијата на гените што ја зголемуваат толеранцијата спрема ниските температури и салинитет. Исто така, под дејство на фитохормоните, (особено АВА и етиленот) е активирана транскрипцијата на многу гени. Поради тоа, **АВА** е наречена **“хормон на стресот”**, бидејќи нејзината биосинтеза е зголемена во сите стресни услови, а особено при воден дефицит.

### 10.5 Отпорност на растенијата на соленост на почвата

Во природната средина, растенијата ги примаат минералните материи од почвениот раствор што во најголем број на случаи е многу разреден. Но, во некои типови почви, содржината на соли во почвениот раствор може да биде многу зголемен, при што често е доминантно присуството на одредени соли како на пр. NaCl. За поголем број одгмразувани култури одговара раствор со ниска содржина на соли од **0,001 до 0,01%**. Зголемувањето на концентрацијата над 0,01% неповолно влијае за голем број растенија. Почвата во која растворливото количество на соли достигнува до **0,01%**, а од тоа 20% отпаѓа на Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>, се смета за солена или салатна.

Постојат два вида засолени почви, и тоа почви што имаат висока содржина на NaCl (**содицитет**) и почви што имаат висока концентрација на сите соли (**салинитет**). Растенијата што живеат на подлога со висока концентрација на соли (**халофити**) имаат различни механизми што помагаат при ослободувањето од вишокот соли.

Растенијата што се прилагодени кон повисоки концентрации на соли во почвата се **халофити**, а осетливи на засоленост на почвата **глиофити**. Најтолерантни кон салинитетот на почвите се шеќерната и сточната репка и памукот. Нешто поосетливи се гравот, сончогмразот и тиквата. Од житата, салинитетот на почвата добро го поднесуваат оризот и јачменот, а пченката е доста осетлива култура. Пченицата, 'ржот и овеста се одликуваат со средна отпорност, а луцерката грашокот и граорицата се вклучуваат во осетливите видови. Утврдено е дека сите тврди пченици се помалку отпорни на соленост на почвата од меките.

Халофитите можат да бидат облигатни и факултативни. Карактеристична особина на халофитите е тоа што имаат голема содржина на минерални материи и висок осмотски притисок. Благодарение на тоа, тие се способни да примаат вода



од почвата чиј што раствор содржи голема концентрација на сол. Отпорноста на растенијата на соленост на почвата има голема практична важност, бидејќи во многу реони на светот растителното производство е ограничено со висока концентрација на соли во почвениот раствор. Се смета дека повеќе од 25% од земјиштето и 95% од водата на Земјата се солени.

### 10.6 Отпорност на растенијата на промена на рН вредноста на средината

Вредноста на рН во хранливата средина е многу битен фактор за развојот и распространувањето на растенијата. Некои растителни видови можат нормално да се развиваат само во одредени рН вредности на средината, врз основа на што се делат на: **ацидофилни, неутрофилни и базидофилни растенија**. Ацидофилните растенија се распространуваат на кисели почви и се одликуваат со голема толерантност кон висока концентрација на  $H^+$  јоните, неутрофилните на слабо кисели до слабо алкални почви, а базидофилните на алкални почви.

Граничните и оптималните рН вредности на средината за секој растителен вид варираат во одредена граница и зависат од многу внатрешни и надворешни фактори. За поголем број растителни видови се движи од рН 4 до рН 7,5 (табела 10.1).

Табела 10.1 Оптимални вредности на рН за некои растителни видови

Вид	рН	Вид	рН
Пченица	4.1-7.4	Јаболка	5.7-8.2
Овес	4.0-7.0	Праска	6.0-7.2
’Рж	4.1-7.4	Вишна	6.2-8.2
Јачмен	5.3-7.4	Орев	6.2-8.2
Луцерка	6.5-7.4	Малина	5.6-6.5
Детелина	5.3-7.4	Круша	6.2-8.2
Грашок	5.3-7.4	Лешник	6.0-7.0
Шеќерна репка	6.4-7.4	Рибизла	6.0-7.0
Компир	4.1-7.4	Костен	6.0-6.4

Вредноста на рН влијае и врз микрофлората на почвата, индиректно се одразува врз растењето и развојот на растенијата. Бројот на бактериите е поголем во алкални, а на габите е поголем во слабо кисели почви. Симбиотската фиксација на азотот во легуминозните растенија не се одвива во изразито кисели почви. Високата концентрација на  $H^+$  јоните и ниската концентрација на  $Ca^{2+}$  јоните подеднакво неповолно влијае на симбиотската фиксација на азотот. Некои видови од фамилијата Fabaceae се особено осетливи на многу кисели средини како што се луцерка, детелината и други растителни видови.

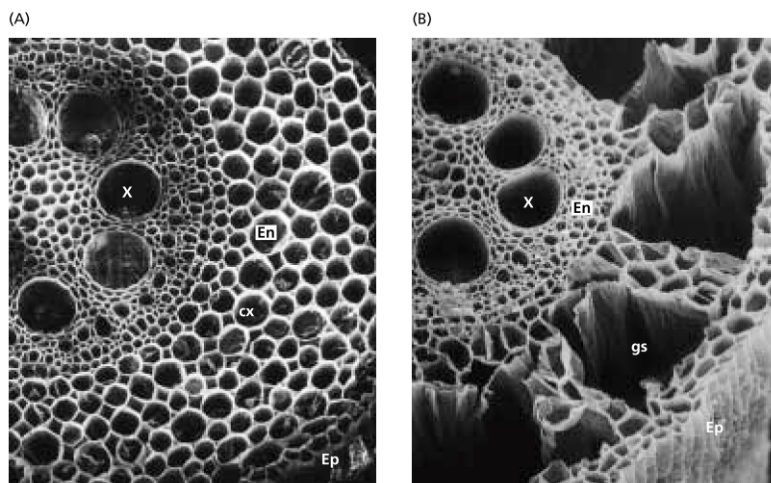
### 10.7 Отпорност на растенијата на анаеробни услови

Недостаток на кислород, (т.е. анаеробни услови) се јавуваат во почвата. Ова појава може да биде предизвикана од природни фактори или како посмразица на човековите активности. До делумно анаеробни услови настанува во почви кои се богати со органски материи, посебно недоволно разложени и во кои се интензивни процесите на аеробно разградување. Слабо се аерирани

и неструктурни тешки, глинести и мочуришни почви. И временските услови можат да влијаат врз аерацијата на почвата. Обилни врнежи и поплави, го подигаат нивото на подземните води, истиснувајќи го воздухот од почвените пори. До недостаток на кислород и до оштетување, посебно озима житата доаѓа и по создавање мразена кора во текот на зимата.

Одредени агротехнички и хидромелиоративни мерки, како што се: обработка, плодород, ѓубрење, одводнување и др. можат да ја подобрат аерацијата на почвата.

Корени кои се развиваат во услови на недостаток на кислород имаат поголем пречник и поголеми меѓуклеточни простори исполнети со воздух. Растенијата отпорни на недостаток на кислород, формираат нови корени со внатрешни канали, т.е. специјално паренхимско ткиво т.н. **аеренхим**. Таквите корени, со кислород се снабдуваат од надземниот дел.



Слика 10.1 Електронски фотографии од напречен пресек на корен од пченка А) контрола со добра обезбеденост на кислород, В) корен растен во средина со кислороден дефицит cx= кортекс, x= ксилем, gs= аеренхим, внатрешни канали исполнети со воздух, Еп= ендодермис, Ер= епидермис. (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006).

### 10.8 Отпорност на растенијата на болести

Отпорноста на растенијата на болести се базира на морфолошки и хемиски особини на растенијата и на нивната одбранбена реакција. Основната отпорност на растенијата на болести ја чинат морфолошки, анатомски и физиолошки особини на растенијата. Овие особини се својствени за секој вид, сорта или хибрид и се базирани на нивната природа.

Способноста на растенијата да ја избегнат инфекцијата, да го спречат ширењето на болеста и да ги совладаат посмразиците од нападот на патогените организми се нарекува **резистентност**. **Вирулентност** е способност на патогените организми да ги совладаат сите пречки кај растението домаќин. Патогените организми се **биотрофни**, ако живеат на својот домаќин и не предизвикуваат големи оштетувања на клетките. Ако предизвикуваат големи оштетувања, па дури и смрт кај растението домаќин, патогените организми се **некротофилни**.

Односот на растението и патогенот е **компатибилен**, ако непречено се развива инфекцијата во растителните клетки, бидејќи растението е осетливо на нападот од патогенот кој е вирулентен. Овој однос ќе биде **инкомпатибилен** ако патогенот е вирулентен, но растението е резистентно (отпорно) на болеста. Резистентноста на растението на болести како и вирулентноста на патогениот организам се генетски детерминирани особини.

Морфолошките особини и градбата на растенијата, во некои случаи, можат да претставуваат значајни фактори во пасивната отпорност. На површината на растенијата често постојат пречки кои оневозможуваат продирање на паразитите, како што се восочна обвивка, кутикула, плутен слој, градба и функција на стомите.

Како резултат на својот одбранбен механизам, растенијата се способни да синтетизираат различни **секундарни метаболити**. Такви метаболити се **фенолите, алкалоидите, терпените, глукозидите, танините** и многу други супстанции што го спречуваат нападот на патогените организми. Од друга страна, патогените организми располагаат со неселективни хемиски средства за напаѓање на растителните клетки, како на пример, габите излучуваат **микотоксини** што ги спречуваат метаболичките функции во клетката. Растението може да го спречи дејството на микотоксинот ако произведе **антитоксин**.

Од физиолошка гледна точка, многу е значајна хемиската основа на отпорноста на растенијата кон болести. Во многу случаи е утврдена позитивна корелација помеѓу содржината на вкупните феноли во растенијата и нивната отпорност на болестите. Синтезата на феноли во растенијата може да се зголеми или намали. Примената на азотни ѓубрива го намалува нивото на феноли во растенијата, а употребата на ароматичните аминокиселини фенил-аланин, кој има значајна улога во синтезата на феноли, може да го зголеми нивното ниво.

Растенијата се бранат од ширење на инфекцијата преку **хиперсензитивни реакции**, што предизвикуваат смрт на клетките кои се наоѓаат во непосредна близина на нападот од патогенот. Во растителни екстракти што реагираат хиперсензитивно се откриени протеини кои ги нема во здравиот дел на растението, познати како **протеини поврзани со патогеноста** или **PR протеини** (PR=pathogenesis related). Инфицираните клетки механички се изолираат со помош на калоза (формирање на калус) и со задебелување на клеточните сидови, а во другите делови на растението се синтетизираат PR протеините, фитоалексините и други соединенија. Потоа, за неколку недели или месеци, растенијата покажуваат поголема отпорност кон појавата на инфекцијата. Оваа појава се нарекува **системски стекната резистентност** (SAR= systemic acquired resistance). Системската отпорност се манифестира кај листови од растението што се оддалечени од местото на првобитната инфекција, бидејќи тие со одредени сигнали добиле информација за инфекцијата (поглавје 12.4.1).

Минералната директно исхрана влијае врз отпорноста на растенијата спрема болестите, бидејќи дејствува врз метаболизмот и хемискиот состав на растението, од што зависи и исхраната на предизвикувачот на болеста. Минералната исхрана посредно може да го стимулира или инхибира размножувањето на предизвикувачот на болеста, да го скрати или продолжи нивниот животен циклус. Голем број хемиски елементи влијаат врз отпорноста на растението на болести, особено е значајно влијанието на азотот и калиумот. При обилна исхрана со

азот, растенијата синтетизираат нискомолекуларни азотни соединенија (амиди, слободни аминокиселини, нитрати и др.) кои претставуваат добар супстрат за габите и бактериите. Вишокот на азот, од друга страна, ја намалува синтезата на фенолите и на супстратите потребни за синтеза на механичките ткива и клеточниот сид, по што се намалува пасивната отпорност на растенијата на болести. Затоа, обилна исхрана со азот создава поволни услови за развој на микроорганизми.

Калиумот може да влијае врз отпорноста на растенијата на болести слично како азотот, менувајќи го хемискиот состав, метаболизмот, морфолошката и анатомската градба на растенијата. Правилна исхрана со калиум влијае врз синтезата на високомолекуларните соединенија, посебно на јаглехидратите, скробот, целулозата, лигнинот, освен тоа и на протеините и др. Благодарение на тоа, калиумот го подобрува развојот на клеточниот сид и на механичките ткива, зголемувајќи го на тој начин отпорот за влегување на паразити. Калиумот учествува и во регулацијата на отворањето и затворањето на стомите. При негов недостаток, стомите остануваат отворени подолго време, бавно се затвораат, со што овозможуваат продирање на паразити.

Фитохормоните имаат големо занчење во активирање на одбранбените механизми кај растенијата и, при нападот од патогени организми, растенијата синтетизираат значително количество на фитохормони. Констатирано е дека етиленот се синтетизира непосредно по нападот од патогени и е како прв сигнал за инфекцијата. Кај доматиот инфициран со *Phitophthora infestans*, етиленот се појавува 30 часа по инфекцијата, непосредно пред појавата на првите симптоми на хиперсензитивните лезии.

Јасмонатите се фитохормони кои регулираат многу процеси во развитокот на растенијата, но се смета дека тие се поврзани и со резистентноста со патогените организми. Добро е проучено нивното учество во заштитата на растенијата од нападот на инсекти. Кај компир или домати во листови, кои се оштетени од напад на инсекти, се јавува еден полипептид составен од 18 аминокиселини, наречен **системин**. Тој се транспортира низ растението и ја индуцира синтезата на јасмонати во листовите што се многу одалечени од местото на инфекцијата. Истражувањата за постоењето на ваков сигнален систем се ретки и тоа привлекува голем интерес кај научната јавност за проучување на сигналниот систем за одбранбените реакции кај растенијата.

Ауксините се фитохормони кои ја контролираат вирулентноста на Avr генот кај габите и бактериите. Всушност, вируленцијата на патогенот зависи од неговата способност да синтетизира ауксин, кој ќе ги инактивира растителните одбранбени реакции.

Цитокинините позитивно дејствуваат при оздравувањето на растенијата од инфекцијата предизвикана од микоплазмите.

Идентификацијата и клонирањето на гени што учествуваат во отпорноста на растенијата кон нападот на патогени организми, претставува основа во проучувањата на **генетски модифицираната резистентност**.

Физиолошките процеси на заболените растенија и проблемите на отпорноста на растенијата на болести се проучуваат во посебна област на физиологијата на растенијата, а тоа е „патофизиологија на растенијата” или „фитопатологијата”.

---

## 11. ОРИЕНТАЦИЈА НА РАСТЕНИЈАТА ВО ПРОСТОРОТ И ВРЕМЕТО

### 11.1 Ориентација во просторот: движења на растенијата

Надразливост е особина со која растителните организми реагираат на физичките фактори од надворешната средина. Сложените листови се отвораат во присуство на светлина, на темно се затвораат, стеблата се свиткуваат во присуство на светлина, некои клеточни органели се придвижуваат кон светлината, и многу други примери можат да се наведат за надразливоста на растенијата под влијание на надворешната средина. Всушност, надразливоста ги опфаќа движењата што се присутни кај растенијата. Реакциите на надворешните дразби (стимуланси) кај растенијата се манифестираат како движења, односно поместување на положбата на некои растителни органи или делови од растението. Стимулансите можат да бидат различни и, според природата на стимулансот, се додава соодветен префикс пред името на реакцијата предизвикана од надворешната дразба, како на пример: префикс *фото* – за стимуланс предизвикан од светлина, *термо* – топлотна енергија, *гальвано* – јонска електрична струја, *електро* – електрично поле, *магнето* – магнетно поле, *грави* – гравитациска сила, *механо* – механичка сила, *хемо* – хемиска дразба.

Најмалиот интензитет на дразба кој може да предизвика реакција се вика **праг на дразба**. Реакцијата на растенијата кон дразбите е поделена во неколку фази:

1. **сусцепција**, или физичко дејство на факторот,
2. **перцепција**, или фаза на индукција, кога растението го прима надворешниот стимуланс,
3. **трансмисија**, пренесување на стимулансот до системот за реакција, и
4. **реакција**, или движење, односно поместување на растителниот орган.

#### 11.1.1 Класификација на движењата

Сите движења на живите организми можат да се поделат на две групи:

- движења на слободните организми, локомоторни движења на слободните организми кога целиот организам се движи, и
- движења на прикренените растителни организми, се однесува на промена на положбата на нивните органи во однос на оскиниот орган.

Според причината за надразливост, движењата се делат на **автономни движења** и имаат ендогена природа која е независна од надворешната средина, и **индуцирани движења**, за кои секогаш постои некој физички стимуланс од надворешната средина.

Движењата се класифицираат и според механизмите на нивната реализација, и тоа:

- **Нутациски движења** - се базираат врз диференцијално растење,
- **Варијациски движења** - базирани врз промената на тургурот,
- **Локомоторни движења (таксии)** - промена на местоположбата во правец на дразбата,
- **Тропизми** - ориентирани според правецот на дразбата кај прикренените растенија,
- **Настии** - движења во правецот на дразбата кај прикренените растенија.

### 11.1.2 Таксии

Таксиите се реакции на организмот во правец на дразбата. Ако организмот се движи во правец на изворот на дразбата, тогаш таксиите се позитивни, а ако се движи спротивно од дразбата се негативни. Тие се автономни движења и се појавуваат под дејство на внатрешни фактори, а правецот на движење може да биде одреден од некој надворешен фактор. Овие движења се познати кај едноклеточните организми кои имаат органели за движење, како и кај гаметите, особено машките кај повеќеклеточните организми. Факторите што ги предизвикуваат овие движења можат да бидат различни како на пример, под дејство на некој хемиски агенс **хемотаксии**, или под дејство на светлина **фототаксии**.

### 11.1.3 Тропизми

**Фототропизмот** може да се дефинира како просторна дистрибуција на растењето на растенијата, предизвикана со асиметрично осветлување на органите, а последица од тоа е свиткување на органите спрема изворот на светлина. Основниот аспект на оваа појава го опишал уште Darwin, Ch. пред повеќе од 100 години. Оваа појава им овозможува на зелените растенија оптимизација на условите за фотосинтеза. Од моментот на апсорпција на светлината до конечната реакција, т.е. до растење на органите спрема изворот на светлината, се случува цела низа реакции.

Кога колеоптилот на овесот ќе се осветли од страна, со краткотрајна светлина со низок интензитет, тој по извесно време ќе се свитка спрема изворот на светлината, односно ќе ја изврши **фототропната реакција**. Конечниот агол што колеоптилот го постигнува со ова свиткување е последица на нееднаквото растење на двете страни на колеоптилот, осветлената и засенчената, а неговата величина зависи од интензитетот, траењето, брановата должина на светлината и спротивните тенденции за правилно растење предизвикано со гравитациската сила. Имајќи предвид дека гравитациската сила на Земјата е константна, основните карактеристики на фототропната реакција можат да се изучуваат со варирање на брановата должина, интензитетот и траењето на светлината и со мерење на аголот на свиткување.

При осветлување на колеоптилот од овес со светлина со бранова должина од 450 nm аголот на свиткување, до одреден максимум, е во корелација со енергијата на светлината. Секое натамошно зголемување на енергијата на светлината предизвикува постепено опаѓање на аголот на свиткувањето. Свиткувањето на органот е резултат на забрзаното растење на затемнетата страна. Според тоа, светлината го индуцира латералниот транспорт на ауксинот и нема влијание врз неговата вкупна концентрација. Количеството на ауксинот се мери со Went-ов Avena тес, детално обраложен во поглавјето ауксини (види 7.5.1).

**Поларотропизам.** Ова е посебен вид на фототропна реакција, што се јавува кај нижите растенија. Се состои од растење на осветлените органи или клетки во рамнина која е нормална на правецот на светлината. Правецот на растење не ја одредува положбата на изворот, туку рамнината на поларизираната светлина. Поларотропизмот е забележан кај `ртење на спорите и растењето на хлоронемата кај мовот *Funaria hygrometrica*, како и кај хромонемата на



папратот *Dryopteris filix-mas*. Интересно е тоа што во двата случаја најактивен е црвениот дел од спектарот во индукција на реакцијата што укажува на можноста дека рецепторот на фитохромот е во **поларотропната реакција**.

**Гравитропизам.** Гравитацијата е силата која владее помеѓукои било две тела, е секогаш присутен фактор на Земјата. Сите организми, според тоа, реагираат на гравитацијата на некој начин, а растенијата извршуваат движења со своите органи под дејство на гравитацијата. Помеѓу гравитропизамот и фототропизамот постои многу голема сличност во начинот на изведување на движењата. Според тоа, со парафразирање на дефиницијата за фототропизам, може да се каже дека геотропизамот претставува просторна дистрибуција на растењето, предизвикано со гравитацијата како стимулатор, каде за последица доаѓа до растење на органите под одреден агол во однос на правецот на гравитационската сила. Органите кои растат вертикално, по правецот на гравитацијата, растат **ортогравитропски**. Во зависност од насоката на растење, тие се или *позитивно ортогравитропни* (коренови) или *негативно ортогравитропни* (изданок). Латералните изданоци и корените кои растат под некој агол во однос на гравитацијата се **плагиигравитропни**, додека органите кои растат хоризонтално како што се ризомите на некои растенија, растат **диагравитропски**.

**Други тропизми.** Покрај светлината и гравитацијата и други стимулатори индуцираат тропистички движења. Но, овие типови на тропизам се недоволно проучени, како во поглед на перцепција на сигналот, така и во поглед на изведување на реакцијата.

**Хемотропизам** е движење на растење на коренот, поленовите цевки, хифите и другите органи, индуцирани со некоја хемиска дразба и се одвива кон или од дифузниот градиент. Според тоа, се разликуваат позитивен и негативен хемотропизам. Позитивен хемотропизам покажуваат кореновите влакненца кои врз основа на ова движење доспеваат до зоната со поголема концентрација на минерални соли. Поленовите цевки растат по градиентот на шеќер, или протеини, кои ги продуцираат ембрионовите торбички, додека хифите се стимулирани со амониумовите соли, сулфати, глукоза и сахароза. Механизмот на перцепција во хемотропната реакција до крај е нејасен. Можно е да се претпостави дека, покрај зголемената концентрација на некоја супстанција се менува и брзината на ензимски катализираната реакција на едната страна на органот. Тоа доведува до диференцијална дистрибуција на ауксинот, кој потоа на таа страна се транспортира до зоната на растење.

**Ханто** или **тигмотропизам** е движење кај растенијата индуциран со механичкиот стимул допир. Најочигледен пример за овој вид движење е хаптотропизамот кај тендрила на грашокот. Тоа се кончасти органи кои морфолошки можат да се сфатат како рудиментирани листови или фиданки. Тие реагираат на допир со цврсто тело и служат како органи за качување. Ако телото е со цилиндрична форма, тие ќе се обвиткаат околу него. Нивната реакција е позитивен свиткување спрема површината на контактот, но не и последица на инхибицијата на растење на површината која остварила контакт. Од друга страна, таа страна на органот продолжува да расте со иста брзина, а забрзувањето во растот се забележува на спротивната страна. Перцепција на стимулот во тигмотропизмот е нејасна. Можно е механичкиот стимул да



ја нарушува нормалната ориентација на молекулите во површинскиот слој на клетките, со што би се влијаело врз хемиските процеси, а тоа тогаш би била основа на перцепцијата. Самата реакција на растење се одвива во многу ограничена зона, непосредно околу местото на стимулацијата. Времето на реакцијата е многу пократко отколку во фото и гравитропизмот. Очигледно е дека хаптотропизмот значајно се разликува од фото и гравитропизмот.

#### 11.1.4 Нاستии

Како и тропизмите, и настиите спаѓаат во движења индуцирани со надворешна дразба и покажуваат општи одлики на сите сетилни механизми, односно поминуваат низ фаза на перцепција, трансмисија и реализација на сигналот. Факторите на надворешната средина кои предизвикуваат вакви движења се светлина, гравитација, температура, хемиски и механички и други дразби. Суштинската разлика помеѓу тропизмите и настиите е во правецот на изведување на движењата. Имено, тропизмите се изведуваат во насока или спротивно од дејствувањето на стимулот, додека правецот на настиите е одреден со структурата на органот кој ги извршува. Според тоа, настиите можат да бидат и движења на растење и варијациски движења. Во првиот случај, деловите на органите кои изведуваат движење растат и така ја менуваат положбата во просторот. Кога настијата е од варијациска природа, деловите на органите ја менуваат положбата во просторот врз основа на промената на тургорот во посебно адаптирани клетки. Варијациските настии секогаш се реверзибилни.

**Фотонастии.** Промената на интензитетот на дневната светлина предизвикува вечерно затворање на цветовите (*Compositae*, *Oxalis* и некои други растенија). Кај растенијата кои цветаат ноќе (некои кактуси), отворањето на цветовите се случува во текот на ноќта при отсуство на светлина. Движењата на спиење (**никтонастии**) кај цветовите на некои растенија се познати многу одамна. Овој тип настии го означуваме како фотонастии, или фотониктонастии. Фотониктонастијата на листовите на некои растенија (*Oxalis*, *Albizzia* и др) се варијациски движења, т.е се остваруваат врз основа на промената на тургорот во базата на лисната дршка.

**Термонастии.** Цветовите на многу пролетни растенија реагираат на промената на температурата со отворање и затворање, односно вршат термонастиски движења, или термониктонастии. Еколошката смисла е јасна. Со падот на температурата, цветовите се затвораат и на тој начин ги штитат сексуалните органи. Такви се цветовите на лалето, *scopus* и на некои други. Многу често и цветната дршка изведува термониктонастии така што цветот по завршувањето на движењето е свртен према долу. Во двата случаја (фото и термонастии) движењето се изведува врз основа на нееднаквото растење на дорзалната и вентралната страна на венечните ливчиња. Венечните ливчиња кај лалето, со зголемување на температурата растат побрзо на горната страна на цветот се отвора. При затворање на цветот, брзината на растење на долната страна на венечните ливчиња е поголема. Оттаму, честата промена на температурата доведува до побрзо умирање на цветовите.

**Хемонастии.** Тоа се движења предизвикани со хемиска дразба. Најчесто се јавуваат кај инсектоворните растенија во органите за фаќање на плен. Многу често, движењето е предизвикано од овие дразби. Органите за фаќање на плен

кај *Drosera* не реагираат или слабо реагираат на дестилирана вода. Раствор на азотни соединенија предизвикува нивна изразена реакција. За да се постигне реакција доволно е 0,4 mg амониум фосфат, но поголема концентрација го намалува времето за реакција. По долга латентна фаза доаѓа до релаксација и повторно исправање. Кривењето се одвива врз основа на нееднаквото растење на горната и долната страна на органите за фаќање на пленот, а последица на тоа е нивното свиткување спрема центарот на лисната плоча.

**Хаптонастии** се движења предизвикани со механичка дразба. Комбинацијата на настии и тропизми кај инсектоворните растенија доведува до тоа инсектот, кој е фатен на врвот од листот целосно да биде опфатен со органите за фаќање на пленот. Механичката дразба предизвикува многу брзо свиткување на листот.

**Сеизмонастиите** се посебен вид хаптонастии предизвикани од допир. Оваа реакција е многу позната кај листовите на мимозата, *Mimosa pudica*. Кога ќе се допре врвот на сложениот лист на ова растение, паровите на перестите листови брзо се собираат еден до друг и реакцијата понатаму се пренесува на соседните сложени листови. Ако допирот, или потресот е многу силен, за многу кратко време целото растение се трга. Брзината со која се одвива реакцијата е изненадувачка и тоа, многу веројатно е поврзано со фактот што овој тип движење се индуцира врз принципот сè или ништо. Латентната фаза по првото стимулирање варира во зависност од температурата, од 0,1 до 1 секунди. Но, самата реакција трае неколку секунди. Околу 30 минути потоа листовите се враќаат во првобитната положба. Движењето се одвива врз основа на промената на тургорот во базата на лисната дршка. Пренесувањето на сигналот се објаснува на повеќе начини. Според некои автори, сигналот се пренесува преку ксилемот и делумно преку флоемот, што покажува на можна улога на хормоните. Покрај хормоните, можно е да се претпостави дека преносот на сигналот е врз основа на пропагација на брановите на хидростатичкиот притисок, предизвикан со промена на тургорот во примарната стимулација. Брзината на преносот на сигналот ја наметнува и идејата за електрична струја низ протоплазмата.

## 11.2 Ориентација во времето: биолошки часовник

Сите евкариотски организми, а и некои прокариотски, реагираат на периодичните климатски промени во природата и своите функции ги прилагодуваат на тие промени. Основната периодична промена е промената на светлоста и мракот во текот на едно деноноќие, односно смената на денот и ноќта во текот на 24 часа. Со оглед на тоа што синтезата е возможна само на светлина, дневниот ритам ден/ноќ за растенијата претставува сигнал за координација на многу други процеси со фотосинтезата. Освен тоа, релативната должина на денот и ноќта е показател за промената на годишното време. Овој сезонски ритам овозможува врамнотежување на развојните процеси со климатските промени во текот на годината. Правилната дневна и сезонска периодичност ден/ноќ воведува одреден ритам во биолошките функции. Кај растенијата тие функции опфаќаат метаболички и развојни процеси, а кај животните уште и однесувањето. Според тоа, растенијата, како и животните, имаат развиена способност да го мерат времето, односно имаат свој **биолошки часовник**. Разбирливо е зашто биолошкиот часовник на живите суштества се води според релативната

должина на денот и ноќта, а не според другите надворешни фактори, кои се исто така, променливи во текот на денот или во текот на годината. Промената на температурата, светлинскиот интензитет, влажноста и другите фактори не покажуваат ни приближно таква правилност како промената на денот и ноќта. Должината на денот и ноќта во циклус од 24 часа е единствена потполно извесна и предвидлива промена во природата, а постепеното продолжување или кретење на денот е сигурен показател на промената на годишното време.

Иако биолошкиот часовник се движи со промената на денот и ноќта, тој не е зависен исклучиво од таа промена. Ритмичноста што еднаш е придвижена, дејствува кратко или долго време и под константни услови, односно на континуална светлина, или во мрак. Таа ритмичност на живите организми, која е независна од промената на надворешните фактори, се вика **ендоген ритам**.

Појавата на ендегениот ритам е забележана пред скоро 200 години, на движењата на спиење, главно кај растенијата кои имаат сложени или перјасте листови, како *Albizia*, *Samanea*, *Oxalis*, *Phaseolus* и други. Освен движењата на листовите, ендегениот ритам се изразува со отворање на венечните листови (*Kalanchoe*), со отворање на стомите, во кореновиот притисок, еволуцијата на  $\text{CO}_2$  кај сукулентните растенија, примањето на јоните, во фотосинтезата и активноста на многу ензими, во поделбата на јадрото, луминисценцијата на еноклеточните алги, исфрлањето на спорите кај габите, и многу други физиолошки процеси. Ритмичноста во различните процеси е утврдена кај сите евкариоти кај кои на адекватен начин е истражувана, а неодамна е покажано дека некои видови од *Cyanobacteria*, како што е *Synechococcus*, пројавуваат ендеген ритам во фиксацијата  $\text{N}_2$  на и во делбата на јадрото (Huang et al., 1990).

### 11.2.1 Основни карактеристики на ендегениот ритам

Ендегениот ритам е резултат на активностите на некој систем во клетката, што ги регулира осцилациите во извршувањето на некои физиолошки функции. Осцилациите на физиолошките функции се појавуваат како резултатна одредени надворешни стимулации, но продолжуваат без видливи надворешни причини. Ендегениот ритам може да се спореди со стрелките на часовникот, кои се придвижуваат со механизам, односно осцилатор, само што природата на ендегениот осцилатор не е позната. Како и кај сите осцилаторни појави, во случајот на ендегениот ритам, исто така, се разликуваат **период, амплитуда и фаза** (слика 11.1).



Слика 11.1 Основни карактеристики на ендегениот циркадијален ритам. Осцилациите во активноста на некој процес се наметнати во текот на два циклуса при промена на светло и темно (12:12 часа). Кај растенијата кои се пренесени во услови на континуирана светлина, по еден циклус осцилациите продолжуваат со слободни периоди кои се пократки од 24 часа (Спасеноски, М. и Гаџовска-Симиќ, С., 2009)

Период е временска дистанца помеѓу две сукцесивни осцилации, на пример, помеѓу два максимума. Амплитуда е отстапување од основните вредности, или интензитет на процесот, кој се наоѓа на половина од растојанието помеѓу максимумот и минимумот. Фаза е која било точка во осцилацијата, на пример, фаза на максимум или фаза на минимум. Ако еден организам покажува ритмичност на две функции, тие можат да имаат ист период, но не мора да бидат во иста фаза, односно нивните максимални и минимални вредности не мора да се паднат во исто време во текот од 24 часа.

### 11.2.2 Циркадијален и ултрадијален ритам

Сè додека растенијата се подложени на промената на денот и ноќта, кои вкупно траат 24 часа, периодот на ритамот им е наметнат и се совпаѓа со таа промена. Но ако промената на денот и ноќта се замени со континуирана светлина или континуиран мрак, ритамот веднаш воспоставува своја ендогена периодичност, продолжува да осцилира, но осцилациите тогаш стекнуваат слободна ритмика. Оваа слободна ритмика, која е независна од надворешните промени, обично не одговара на циклусот од 24 часа. Периодите на осцилација се, на пример, за емисија на  $\text{CO}_2$  кај *Bryophillum* 22,4 часа, а за придвижување на листовите на *Phaseolus multiflorus* 28 часа. Според тоа, ендогениот ритам е означен како **циркадијален ритам** (circa diem = приближно дневен, lat.).

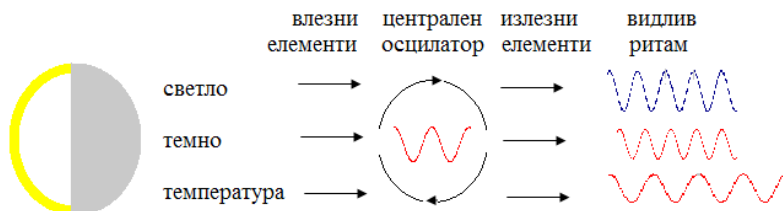
До одредени граници, циклусите подолги или пократки од 24 часа, можат да се наметнат. На пример, ритамот на движењето на веничните ливчиња (отворање на цветот) може да се синхронизира со промена на ден/ноќ чија што вкупна должина е помеѓу 18 и 28 часови, но не и со циклусите кои траат 16 или 30 часа. Тоа значи дека ендогениот осцилатор има свој ритам, кој може донекаде да се прилагодува, но само со циклусите кои не се премногу различни од природните.

Освен дневните, во природата постојат и други периодични промени, како што се, на пример, плимата и осеката и лунарните циклуси, но реакции на овие промени не се забележани кај растенијата. Меѓутоа, кај растенијата се чести осцилаторните промени со многу кратки периоди, кои се потполно автономни и независни од кои било промени во околината. Осцилации чии периоди се пократоки од 20 часа има **ултрадијален ритам**. Всушност, кај многу растенија ултрадијалните осцилации покажуваат многу поголема фреквенција. Флагелите и цилиите кај едноклеточните алги се движат со брзина од околу 200 удари во секунда. Кај квасците е измерена периодичност на гликолизата од 1,8 минути. Кај вишите растенија таков пример е врвот на стебло од грашок, кој расте во темнина и е елипсовиден поради нееднаквото растење на двете страни од стеблото. Забележани се автономни движења на листовите, па дури и на коренот, со периоди до 15 минути. Значењето на овие појави за растенијата не е сосема јасен за опстанокот на растенијата во променлива средина. Тие сигурно имаат значително помала важност од циркадијалниот ритам.

### 11.2.3 Елементи на биолошкиот часовник

Заради полесно разбирање на процесот, може да се замисли дека циркадијалниот ритам се состои од три основни елементи (слика 11.2). Тоа се **свлезни елементи**, што обезбедуваат информации за временската промена на надворешните фактори, **централен осцилатор (часовник)**, што го опфаќа

механизмот на регулацијата на ендогениот ритам, и **излезни елементи**, штопосредуваат при остварување на осцилациите на секој поединечен физиолошки процес и кои можат да се мерат како видлив ритам.



Слика 11.2 Модел на циркадијален систем, кој се состои од 3 главни елементи: влезни елементи, централен осцилатор и излезни елементи (Спасеноски, М. и Гацовска-Симиќ, С., 2009)

Влезните елементи се дневни смени на денот и ноќта, или дневни смени на висока и ниска температура, штого „навиткуваат“ часовникот. Фоторецепторите за светлина се фитохром и криптохром. Централниот осцилатор, може да биде еден или ги има повеќе, е претставен како низа компоненти со позитивно и негативно дејство. Излезните патишта ја пренесуваат осцилацијата штого определува часот на конкретните биохемиски процеси, најчесто за синтеза на некој ензим кој го условува мерливиот ритам на некој процес. Овие процеси донекаде личат на стрелките на часовникот, чие придвижување покажува дека часовникот е навиеен. Споредбата, сепак, не е соодветна, бидејќи процесите кои се резултат на активностите на часовникот можат повратно да дејствуваат на неговата функција.

#### 11.2.4 Индуција на ендогениот ритам

Главен и универзален надворешен фактор што ја индуцира функцијата на биолошкиот часовник е светлината. Во последно време е покажано дека и периодичните промени на температурата индуцираат ендеген ритам кај некои растенија, и тоа во услови на континуирано осветлување. За да се воспостави ендеген ритам, растенијата, обично се изложуваат на промена на светло/темно, или промена на температурата во однос 12:12 часа, во текот на еден или повеќе циклуси од 24 часа. Тоа се нарекува **воведување во ритам (entrainment)**, што одговара на навивањето на часовникот. Меѓутоа, за воведување на ритамот некогаш е доволен и пократок, еднократен стимулус. Таков стимул може да биде некоја промена во режимот на осветлувањето. Ако растенијата растеле во мрак, ритамот се индуцира со светлина, и обратно. Промената на интензитетот на осветлувањето е, исто така, сигнал за воспоставување на ендегениот ритам. Сигналите кај различни растенија можат да бидат со различна должина, од неколку минути до неколку часа. Растенијата од *Avena sativa*, кои растат во континуална црвена светлина, немаат ритмични осцилации во растењето на колеоптилите. Но, ако се држат 40 часа во мрак, а потоа се пренесат на континуална светлина, таа промена ќе го индуцира циркадијалниот ритам.

### 11.2.5 Појави во кои се манифестира ендегениот ритам

Ендегената ритмика е пронајдена речиси во сите физиолошки процеси. Процесите што имаат ритамкој е под контрола на биолошкиот часовник, можат да се поделат во повеќе групи кои опфаќаат: растење и морфогенеза, мембрански транспорт, различни метаболички функции и накрајот фототропни реакции што регулираат повеќе развојни феномени.

Познато е дека растенијата растат со различна брзина на светлост и во мрак. Ендегениот ритам во растењето за прв пат прецизно е измерен со помош на апарат што овозможува континуирано регистрирање на издолжување на стеблата кај ртулците на *Chenopodium rubrum*.

Отворањето и затворањето на многу цветови, како што е *Kalanchoe blossfeldiana*, се случува и во континуиран мрак, бидејќи ритамот е индуциран со смена ден/ноќ. Ендегениот ритам во клеточната делба, особено добро е познат кај едноклеточните алги, каде што тој лесно може да се измери со броење на клетките во суспензија. Ритамот во зголемувањето на бројот на клетките се индуцира едноставно со промена на интензитетот на светлоста.

Многу различни физиолошки процеси, што покажуваат ендегена ритмика, имаат заеднички причинител, а тоа е транспортот на калиумови јони. Најпознати од нив се движењата на листовите, што зависат од тургорот во клетките на пулвинусот (ткиво на основата на ливчињата кои се склопуваат). Кога растенијата ќе се осветлат, листовите се отвораат, а светлоста во исто време индуцира ендеген ритам, кој се одржува во светлост 1-2 дена, а во мрак (со додаток на сахароза), неколку дена. Кај гравот, ендегениот ритам продолжува на силна бела светлина во тек на 30 дена. Движењата на сите листови се основаат на транспортот на  $K^+$  јони во клетките на пулвинусот.

Отворањето на стомите, исто така, е регулирано со транспорт на  $K^+$  јони. Во континуирана темница, ендегената ритмика во отворањето на стомите е констатирана кај многу растенија.

Примањето јони од надворешната средина е често подложно на ендегениот ритам. Познато е дека и кореновиот притисок на многу растенија покажува, и под константни услови ритмика во примањето на јони на  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ , и  $Ca^{2+}$ .

### 11.2.6 Ендеген ритам во фотосинтезата

Познато е дека светлоста влијае врз синтезата на многу протеини што се наоѓаат во мембраната и во стромата на хлоропластите и се есенцијални за одвивање на фотосинтезата. Многу од нив се кодирани во јадрото и се изградуваат во цитоплазматичните рибозоми, а потоа се пренесуваат во хлоропластите. Бидејќи тие се многу обилни во фотосинтетските клетки, нивната синтеза може да биде детално проучена. Покажано е дека количината на mRNA е висока наутро, и опаѓа во текот на денот. Количината на mRNA почнува повторно да расте, но не на светлост, туку 2 до 6 часа пред новиот ден, во текот на ноќта. Спрема тоа, биолошкиот часовник е активен, но ритмиката на синтеза на mRNA за создавање протеини не е наметната, туку е ендегена, бидејќи максимумот се јавува пред утрото, а минимумот пред ноќта. Растенијата кои го имаат ова својство, ендегениот ритам овозможува пред почетокот на денот и порано тие да се подготват за извршување на фотосинтезата со појавата на светлината, што им дава очигледна предност.

Синтезата на ензимот Rubisco во хлоропластите, е исто така, под контрола на ендогениот ритам. Метаболизмот на јаболковата киселина кај сукулентите (CAM), кој опфаќа процеси исклучиво врзани за ден, односно ноќ (поглавје 5.6.3), вклучува две групи на ензими, чија активност е под позитивна или негативна контрола на светлоста. Со тоа е разбирливо што кај повеќето CAM растенија е откриен циркадијален ритам во ослободување (дење) и апсорпција (ноќе) на  $\text{CO}_2$ .

Ендоген ритам е присутен во фотопериодните реакции, во кој фитохромот ја „мери“ релативната должина на денот и ноќта. Овие реакции регулираат повеќе физиолошки процеси, како што се: цветањето на фотопериодните осетливи растенија, опаѓањето на листовите, туберизацијата и други развојни процеси. Растенијата ја мерат должината на денот со помош на фитохромот. Според тоа, некои процеси се одвиваат само на долг ден, а некои само на краток ден.



## 12. СЕКУНДАРНИ МЕТАБОЛИТИ И ОДБРАНА НА РАСТЕНИЈАТА

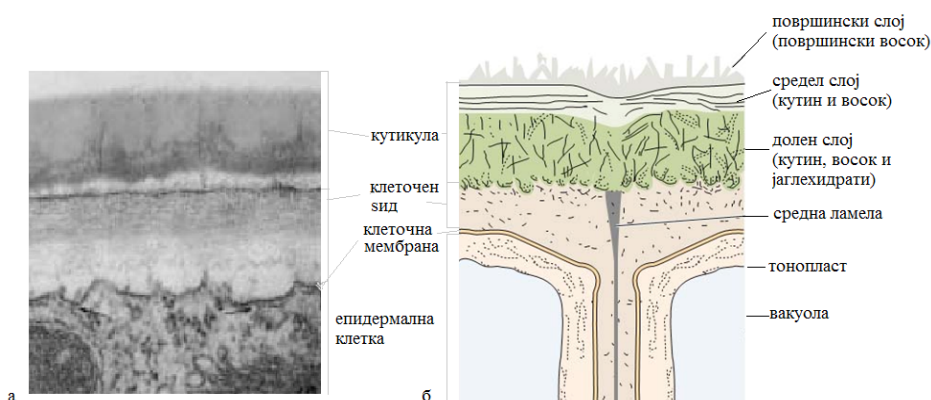
Во природните живеалишта растенијата се опкружени со огромен број потенцијални непријатели. Скоро сите екосистеми имаат широка разновидност на бактерии, вируси, габи, нематоди, пајаци, инсекти, цицачи и други хербиворни животни. По природа, растенијата не можат да ги избегнат овие опасности со тоа што едноставно ќе побегнат, туку мораат да се штитат на други начини.

Кутикулата (восочен надворешен слој) и перидермот (секундарно заштитно ткиво), покрај заштита од губење на вода, обезбедуваат бариера за влез на бактерии и габи. Дополнително, една група растителни супстанции, познати како секундарни метаболити, ги штитат растенијата од нападот на разни хербивори и патогени микроорганизми. Секундарните метаболити, освен за заштита, служат и за други физиолошки функции како структурна поддршка, како во случајот со лигнинот, или пигменти, како во случајот со антоцијаните.

### 12.1 Кутин, восоци и суберин

Сите растенија изложени на атмосферата се обложени со слоеви на маслен материјал што го намалува губењето на вода и го спречува влезот на патогени габи и бактерии. Во најголем број кутинонот се наоѓа во надземните делови, суберинот е присутен на подземните делови, дрвенести гранки и залечени рани. Восоците се поврзани и со кутинонот и со суберинот. Кутинонот, восоците и суберинот се изградени од хидрофобни компоненти

**Кутинонот** е макромолекул, (полимер) составен од многу долги синџири на масни киселини што меѓусебе се поврзани со естерски врски, создавајќи тродимензионална мрежа. Кутинонот е примарна супстанција која влегува во составот на кутикулата. Кутикулата ги обложува надворешните клеточни ѕидови на епидермалните клетки е составена од горен слој на восок, густ среден слој од кутинон вграден во восок, и долен слој составен од кутинон и восок помешани со пектин, целулоза и други јаглехидрати од клеточниот ѕид (Слика 12.1).



Слика 12.1 Структура на кутикулата: а) микроскопска фотографија (x 51.000); б) шематски приказ (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

**Восоците** не се макромолекули, туку комплексни мешавини на долги синцири од ацил-липиди кои се екстремно хидрофобни. Восоците од кутикулата се синтетизирани од епидермалните клетки. Тие излегуваат од епидермалните клетки во вид на капки, преку порите на клеточниот сид на сè уште непознат начин. Горната обвивка на кутикуларниот восок често кристализира во градејќи сложени форми.

**Суберинот** е полимер, чија што структура е помалку разбрана. Како и кутинот, исто така, и суберинот се формира од хидроксилните масни киселини поврзани со естерски врски. Меѓутоа, суберинот се разликува од кутинот по тоа што тој содржи дикарбоксилни киселини, повеќе компоненти со долги синцири, но и големо количество на фенолни компоненти, како дел од неговата структура.

Суберинот е составен дел на клеточниот сид, а се среќава ина други места во растението. Составен дел е и на Каспариевиот појас (Каспариевите ленти) на кореновиот епидермис, со што го прави овој појас непропустлив во транспортот низ апостот од кортексот кон стелата на коренот (поглавје 3.4.8). Суберинот е основна компонента на надворешниот клеточен сид на сите подземни органи. Тој е составен елемент и на клетки на перидермот, ткивото кое ја формира надворешната кора на корењата и стеблата за време на секундарниот раст на дрвните растенија. Суберинот, исто така, се формира на местата на апсисија на листовите и на места оштетени од болест или од повреда.

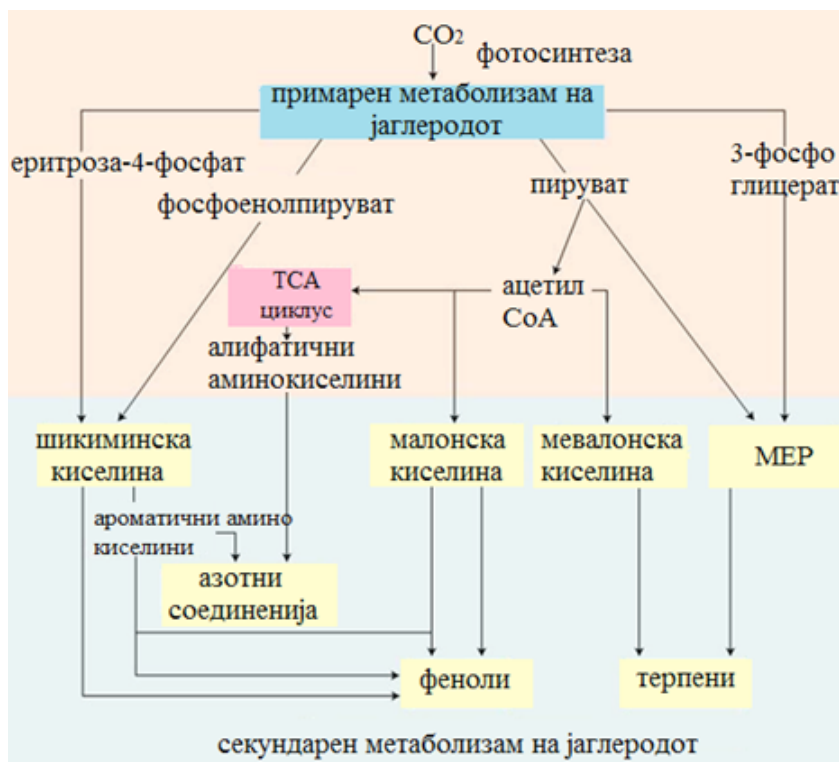
Кутинот, восоците и суберинот помагаат во редукција на транспирацијата и во спречувањето на инвазијата на патогените организми. Кутинот, суберинот и восоците формираат бариери помеѓу растението и неговата околината, а нивната основна функција е да ја држат водата внатре, а патогените надвор. Кутикулата е многу ефикасна во регулацијата на губењето на вода од надземните делови на растението, но не ја блокира целосно транспирацијата, бидејќи дури и со затворени стоми, сепак еден дел од водата се губи со кутикуларната транспирација. Дебелината на кутикулата варира од условите во средината. Растенија во сушни области, имаат подебела кутикула отколку оние растенијата од влажни живеалишта, но и тие развиваат подебела кутикула ако се одгледуваат во суви услови.

Кутикулата и суберинот имаат големо значење во спречувањето на нападот на бактериите и габите, иако изгледа дека не се толку значајни во отпорноста кон патогените организми како некои другите одбранбени (заштитни) механизми, кои ќе се спомнат подолу. Многу габии, по механичката повреда, пенетрираат директно преку површината на растението. Други, пак, синтетизираат кутиназа, ензим кој го хидролизира кутинот и на тој начин го олеснуваат продирањето во растението.

## **12.2 Поим за секундарни метаболити**

Растенијата создаваат голем број органски соединенија кои немаат директна функција во примарниот метаболизам, а со тоа и во нивниот раст и развој. Овие супстанции се познати како секундарни метаболити, секундарни продукти, или природни продукти. Секундарните метаболити немаат директна улога во фотосинтезата, дишењето, транслокацијата, синтезата на протеини, асимилацијата на хранливи материи, диференцијацијата или формирањето

на јаглехидрати, протеини и масти. Секундарните метаболити, исто така, се разликуваат од примарните метаболити (аминокиселини, нуклеотиди, шеќери, ацил липиди) по тоа што имаат ограничена распространетост во растителното царство. Со други зборови, одредени секундарни метаболити се наоѓаат кај одреден растителен вид, или сродна група на видови, додека примарните метаболити се присутни во секој вид од целото растително царство.



Слика 12.2 Упростен шематски приказ на биосинтезата на секундарните метаболити и нивната врска со примариот метаболизам (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

Долго време, значењето на секундарните метаболити било непознато. Овие супстанции едноставно биле сметани како нефункционални крајни продукти на метаболизмот, или како метаболитички отпадок. Проучувањето на овие супстанции било извршено за првпат од органските хемичари во XIX и во почетокот на XX век, поради нивното значење како лекови во медицината, отрови, ароми и индустриски материјали.

Неодамна е откриено дека голем број секундарни метаболити имаат важни еколошки функции во растенијата:

- Ги штитат растенијата да не бидат нападнати од хербивори и да не бидат инфицирани од патогени;
- Служат како привлекувачи за опрашувачите (полинаторите) и животните кои го разнесуваат семето или, пак, се како агенси во растителната конкуренција (растение - растение)

Како растенијата се стекнале со одбранбени системи?

Одбраната на растенијата е продукт на еволуцијата. Според биолозите, истражувачи на еволуцијата, растителните заштити се создале преку наследни мутации, природна селекција и еволуциски промени. Случајните мутации воде до создавање на нови компоненти кои се токсични или дејствуваат одбивно кон хербиворите и патогените микроби.

Сè додека овие супстанции не се токсични за самите растенија, и метаболичката цена да се создадат не е преголема. Тие на растенијата им даваат поголеми шанси за опстанок отколку на растенијата кои не ги поседуваат.

Растителните секундарни метаболити можат да бидат поделени во три поголеми хемиски различни групи:

1. терпени,
2. феноли, и
3. азотни соединенија.

### 12.3 Терпени

Терпените или терпеноидите, ја сочинуваат најголемата класа на секундарни продукти. Главно се нерастворливи во вода. Се синтезираат од ацетил-КоА или гликолитичките интермедијарни соединенија. Тие се формираат со фузија на C-5 јаглеродни, односно изопентански единици. Основните структурни елементи на терпените, понекогаш се нарекуваат изопренски единици, бидејќи терпените можат да се разложуваат под дејство на високи температури до изопрен  $C_5H_8$ .

Терпените се класифицираат според бројот на C-5 единиците односно според бројот на изопренските единици кои ги содржат прикажани во табелата 12.1.

Табела 12.1 Класификација на терпените

Број на C атоми	Номенклатура	Претставник
C-5	хемитерпени	IPP– изопентил-пирофосфат
C-10	монотерпени	GPP геранил- пирофосфат
C-15	сесквитерпени	FPP фарензил- пирофосфат
C-20	дитерпени	GGPP геранил-геранил- пирофосфат
C-25	сестертерпени	геранил-фарензол
C-30	тритерпени	сквален
C-40	тетратерпени	фитоен
$(C-5)_n, n > 8$	политерпени	природна гума

Терпените се токсини и ги одвраќаат многу инсекти и цицачи што се хранат со растенија и имаат важна одбранбена улога во растителното царство. Пиретроидите на пример, кои ги има во листовите на родот на хризантемите имаат силни инсектицидни својства. И синтетичките и природните пиретроиди се пожелни состојки во комерцијалните инсектициди, поради нивната мала перзистентност во околината и занемарливата токсичност кон цицачите.

Кај четинарите, како борот и елката, монотерпените се акумулираат во смолести канали во игличките, гранките и стеблото. Овие супстанции се токсични за голем број инсекти. Голем број растенија содржат мешавина од

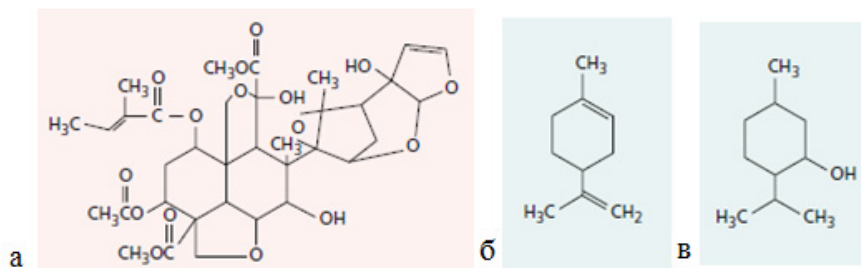
испарливи монотерпени и сесквитерпени, наречени **есенцијални масла**, што има дава карактеристичен мирис на нивните лисја. Пеперминт, лимон, босилек и мента, се примери на растенија кои содржат есенцијални масла. Главниот монотерпенски конституент на маслото од пеперминт е ментолот, а на лимоновото масло лимонинот. Есенцијалните масла го имаат и добро познатиот ефект на одвраќање на инсектите. Ги има во растителните влакненца, кои излегуваат од епидермисот и имаат цел да ја покажат отровноста на растението и да ги одвратат потенцијалните хербивори уште пред да го „пробаат“ истото. Во овие влакненца терпените се акумулираат во модифициран меѓуклеточен простор во клеточниот сид. Есенцијалните масла можат да се екстрахираат од растенијата со дестилација со пареа, и се комерцијално важни во ароматизирањето на храната и во правењето на парфеми.



Слика 12.3 Електронска микрографија на растително влакненце на лист од *Balsamorhiza sagittata* (фам. сончогледи). Во овие влакненца, терпените се акумулираат во модифициран меѓуклеточен простор и во клеточниот сид (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

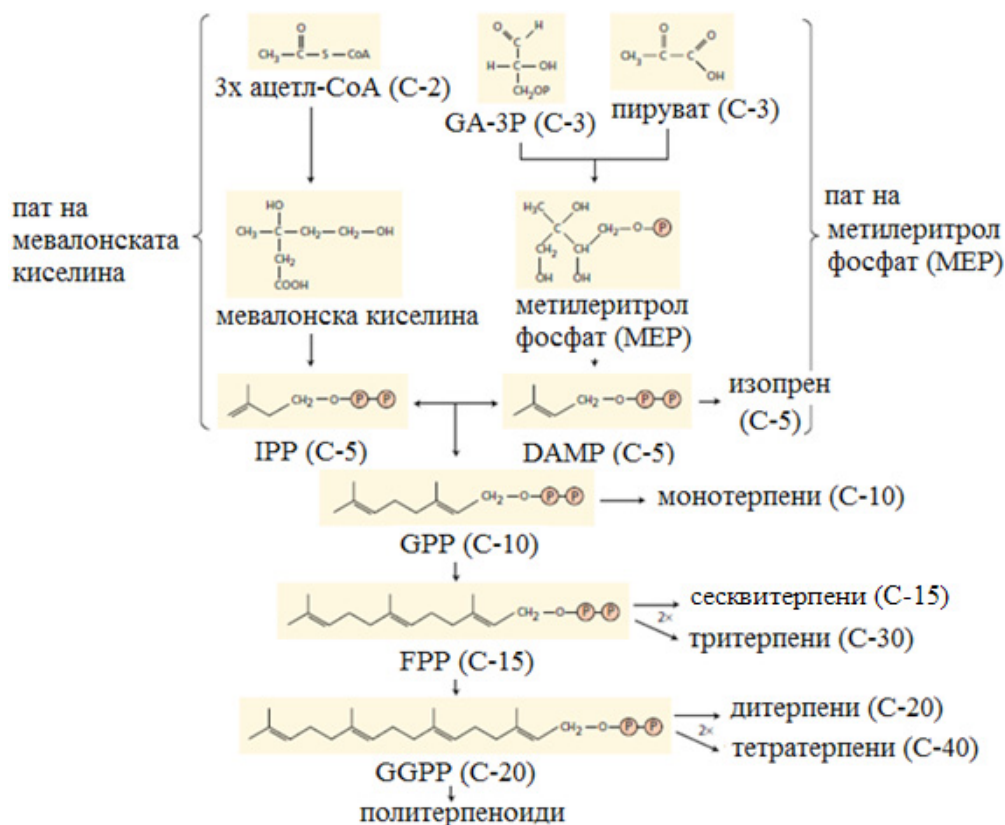
Неодамнешните истражувања открија интересна улога на испарливите терпени во заштитата на растенијата. Кај пченката, памукот, дивниот тутун и други видови, одредени терпени се создаваат само откако ќе започне хранењето на инсектот. Овие супстанции ги привлекуваат природните непријатели, вклучувајќи ги предаторитена паразитски инсекти, кои ги убиваат инсектите што се хранат од растението и го намалуваат оштетувањето од нив. Оттука, испарливите терпени не само што имаат одбранбена улога самите по себе, туку овозможуваат и повик за помош во одбраната, од други организми кои се предатори на инсектите кои го извршиле нападот. Оваа способност на растенијата да привлечат природни непријатели на штетниците кои се хранат од нив, ветува нови, еколошки начини на контрола на штетниците.

Помеѓу неиспарливите терпени се **лимоноидите**, тритерпени со C-30, познати како горчливи супстанции во цитроните. Најпознат од нив е азадирахтинот, кој има огромен потенцијал како агенс за контрола на инсекти, како и поради малата токсичност кон цицачите.



Слика 12.4 Структурни формули на некои терпени: а) азадирахтин; б) лимонин; в)ментол

Постојат два различни хемиски патишта за биосинтеза на терпените прикажани на сликата 12.5.



Слика 12.5 Биосинтеза на терпените (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

## 12.4 Феноли

Растенијата синтетизираат различни секундарни соединенијашто содржат фенолната група т.е. хидроксилна функционална група на ароматичен прстен.



Овие соединенија се класифицираат како фенолни соединенија. Растителните феноли се голема хетерогена група, која опфаќа околу 10.000 претставници. Некои од нив се растворливи само во органски растворувачи, некои во вода, некои во карбоксилни киселини и гликозиди, а другите се големи нерастворливи полимери. Тие имаат различни функции во растенијата. Многу соединенија од оваа група служат како заштита од хербивори и патогени. Други, пак, даваат механичка цврстина, го апсорбираат штетното ултравиолетно зрачење, или го редуцираат растот на околните компетициски растенија.

Растителните феноли се биосинтетизираат на неколку начини и од метаболичка гледна точка претставуваат хетерогена група (слика 12.6). Синтезата се одвива преку метаболичкиот пат на шикиминската киселина и патот на малонската киселина. Кај вишите растенија, најголем број феноли се создаваат од фенилаланинот, кој е дериват на шикиминската киселина.



Слика 12.6 Биосинтеза на феноли

Голям број фенолни соединенија имаат важна улога во заштитата на растенијата од хербивори и габи. Од посебен интерес се одредени т.н **кумарини**, (фуранкумарини) кои содржат прстен на фуран. Овие соединенија не се токсични додека не се активираат на светлина. Сончевата светлина во ултравиолетниот спектар предизвикува одредени фуранкумарини да се активираат. Особено се застапени кај припадниците на Umbelifere фамилијата, целерот, морковот и магноносот. Познато е дека берачите на целер, како и купувачите на овој зеленчук, добиваат осипување на кожата при допир со оштетени или заболени листови од овие растенија.



**Алелопатијата** е појава на ослободување на секундарни метаболити од лисјата, корењата и распаднатите остатоци од растенијата во средината, и нивниот штетен ефект врз соседните растенија. Со лабораториски експерименти е докажано дека соединенија како што е ферулната киселина, (што ги има во почвата во значајни количини), го инхибираат растењето и растот на многу други растенија. Иако оваа појава не е доволно испитувана, сега е од голем интерес поради евентуалниот бенефит од примената во земјоделството. Исто така, постои иден потенцијал и во развојот на генетски модифицирани земјоделски култури, кои ќе имаат алелопатски карактеристики спрема плевелите.

**Лигнинот**, после целулозата, е најзастапена органска супстанција во растенијата. Точната структура на лигнинот не е позната, бидејќи е тешко да се екстрахира од растенијата. Лигнинот се наоѓа во клеточните ѕидови на механичкото ткиво и во спроводните ткива, особено во трахеидите и спроводните елементи на ксилемот. Механичката ригидност на лигнинот ги зајакнува гранките и спроводните ткива. Покрај оваа механичка поддршка, лигнинот има значајна улога и во заштитата на растенијата од животни, затоа што неговата хемиска издржливост го прави релативно тешко сварлив за хербиворите.

**Флавоноидите** се една од најголемата класа растителни феноли. Се делат на четири поголеми групи: **антоцијани, флавои, флавоноли и изофлавои**.

**Антоцијаните** се обоени флавоноиди кои ги привлекуваат животните. Тие се најраширена група на пигментирани флавоноиди, кои се одговорни за црвената, виолетовата и сината боја кај растенијата. Со обојувањето на цветовите и плодовите, антоцијанините се од животно значење за привлекувањето на инсектите за полинација и распрашување на семето.

**Флавоите и флавонолите** ја апсорбираат светлината со пократка бранова должина и не се гледаат со голо око. Меѓутоа инсектите, како пчелите на пример, гледаат поголем дел од спектарот и реагираат на флавоите и флавонолите како на привлекувачки сигнали. Тие често формираат симетрични облици во форма на кругови или точки и им помагаат на инсектите да ја пронајдат локацијата на поленот и нектарот.

**Изофлавоноидите** имаат антимикуробна функција. Позната е нивната улога како фитоалексини, кои се синтетизираат при бактериска или габна инфекција, при што го спречуваат нивното ширење. Најмногу се среќаваат кај легуминозните растенија и имаат повеќе биолошки функции. Некои од нив имаат силни инсектицидни својства. Други, пак, имаат анти-естрогенски ефекти кај животните кои пасат вакви растенија, а поседуваат и анти-канцерогени својства.

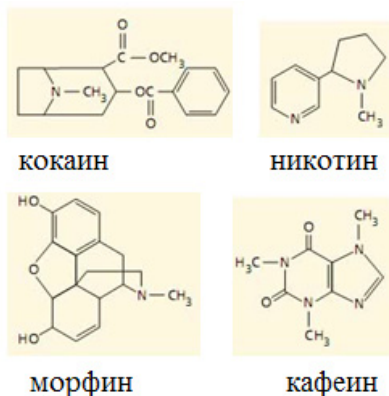
**Танините** се генерално токсини, ако се додадат во исхраната на многу хербивори. Исто така дејствуваат и како одвраќачи за многу животни. Цицачите, какона пример сточниот добиток, ги избегнуваат растенијата со високи концентрации на танини. Интересно е што луѓето преферираат одредени видови храна кои содржат танини, особено црвеното вино, за кое е докажано дека полифенолите (танини) го намалуваат ризикот од срцеви болести, преку блокирање на создавањето на одредени молекули кои ги стегат крвните садови.

## 12.5 Азотни соединенија

Голем дел од секундарните метаболити имаат азот во својата структура. Во оваа категорија спаѓаат добро познатите антихербиворни заштитни соединенија,

како што се алкалоидите. Оваа голема група на секундарни метаболити се од посебен интерес, поради нивната токсичност за луѓето и нивните медицински својства.

Алкалоидите се голема фамилија со повеќе од 15.000 супстанции кои содржат азот и ги има во околу 20% од растителните видови со спроводен систем. Најголем дел од нив функционираат како одбрана од предатори, особено од цицачи, поради нивната општа токсичност и својство за нивно одвраќање. Голем број смртни случаи кај сточниот добиток настанува поради проголтување на растенија кои содржат алкалоиди. Скоро сите алкалоиди се токсични за луѓето ако се консумираат во поголеми количини, како на пример стрихинот, атропинот и конинот. Други, пак, како кокаинот, и никотинот се употребуваат како стимуланси или седативи.



Слика 12. 6 Структурна формула на некои поважни алкалоиди

Начинот на дејство на алкалоидите кај животните на клеточно ниво е доста различно. Многу од нив дејствуваат на компонентите на централниот нервен систем, особено на невротрансмитерите, мембранскиот транспорт, синтезата на протеини или различни ензимски активности.

Голем дел од овие соединенија имаат огромна улога во одбраната на растенијата од хербиворните инсекти и од патогени микроорганизми.

### 12.6 Системски стекната резистентност

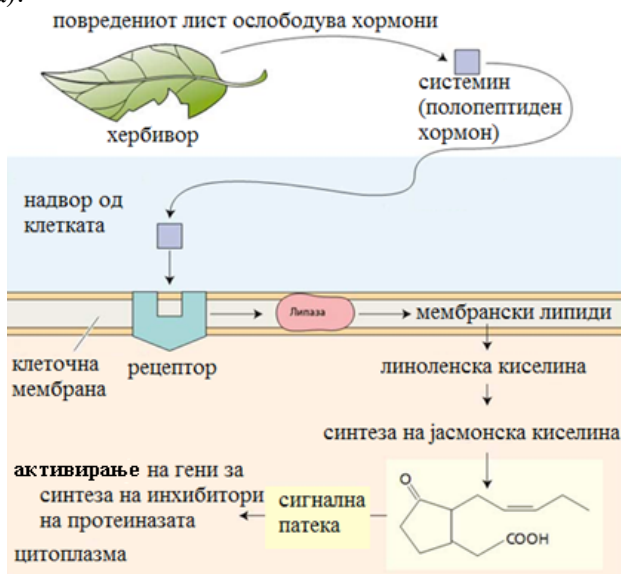
Некои одбранбени системи не се постојано присутни во растенијата, туку се синтетизираат по иницијалниот напад на хербиворот или патогенот.

На пример, продукцијата на инхибитори на протеиназата во младите растенија од домати забележано непосредно по нападот на инсектот, и тоа на места кои се оддалечени од местото на убодот. Вакви системски реакции се познати кај легуминозите, доматиот и други растенија. Продукцијата на соединенија инхибитори на протеиназата предизвикува блокада на протеолитичките ензими во дигестивниот тракт на хербиворите. Со примарниот напад, растенијата испраќаат сигнал до сите делови на растението за синтеза на инхибитори на протеиназата. Хранејќи се од такви листови, кај хербиворите настанува блокада на ензимот трипсин (и на него слични хидролизирачки ензими), кој ги хидролизира протеините. Со тоа, целосно е нарушен метаболизмот на

есенцијалните аминокиселини кај хербиворите, по што настануваат сериозни нарушувања во дигестивниот тракт и исхраната на хербиворите (слика 12.7).

Оваа **системски стекната резистентност** (SAR= systemic acquired resistance) (поглавјата 10.8 и 7.10.5) е иницирана од комплексен редослед на настани:

1. Повредените листови од домот синтезираат **просистемин** (протеин со 200 аминокиселини) - протеин прекурсор за понатамошниот тек на настани.
2. Просистеминот се претвора во **системин** (протеин со 18 аминокиселини), тоа еполипептиден фитохормон кој го проследува „сигналот“ понатаму.
3. Системинот се ослободува од оштетените клетки во апопластот.
4. Системинот, потоа, се транспортира надвор од оштетениот лист преку флоемот.
5. Во клеточните мембрани на целните клетки системинот иницира биосинтеза на **јасмонска киселина**, (регулатор на порастот) со широк спектар на ефекти.
6. Јасмонската киселина ја активира експресијата на гените кои ги енкодираат инхибиторите на протеиназа. (Во целиот овој комплексен редослед на настани и други сигнали како АВА, или салицилната киселина, учествуваат во оваа каскада на пренос на сигнали, но нивната улога сè уште не е целосно разјаснета).



Слика 12.7 Сигнална реакција за брза синтеза на протеиназа инхибитори во повредени растенија домот од хербивори (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

Иако немаат имунолошки систем, растенијата се изненадувачки отпорни кон болести предизвикани од габи, бактерии, вируси и нематоди, што се секогаш присутни во средината. Растенијата развиле различни механизми за да се противстават на инфекцијата, вклучувајќи го и производството на антигабни агенси и еден тип на програмирана клеточна смрт, наречен хиперсензитивен одговор. Таков еден специјален тип на растителен имунитет е системски стекната резистентност (SAR= systemic acquired resistance).

Неколку класи на секундарни метаболити, (за кои е претходно кажано) имаат силна антимикуробиолошка активност кога се тестираат *in vitro*; оттаму тие се предложени да се класифицираат како одбрана против патогени во ненападнатото растение. Во оваа група спаѓаат сапонините, група на тритерпени за кои се смета дека ги разоруваат габните мембрани, врзувајќи се за стеролите.

### 12.7 Хиперсензитивна реакција

Некои одбранбени механизми се индуцирани од напад на хербивори или микробна инфекција. Како што се инхибиторите на протеиназа, други индуцирани заштитни механизми најверојатно се предизвикани од комплексна мрежа на спроведување на сигнали, кои често ја вклучуваат јасмонската киселина (JA).

Откако ќе бидат инфицирани од патоген, растенијата распоредуваат широк спектар на одбрана против напаѓачите. Честа одбрана е со **хиперсензитивната реакција**, каде клетките кои го обиколуваат местото на инфекција изумираат веднаш. Со тоа го лишуваат патогенот од хранливи материи и го спечуваат неговото понатамошно ширење. По успешната хиперсензитивна реакција, мал дел од мртвото ткиво останува на местото на обидот за инвазија, но остатокот од растението останува неповредено.

Хиперсензитивната реакција, обично е проследена со продукција на реактивен кислород. Клетките во близина на инфекцијата синтетизираат излив на токсични соединенија, формирани со редукцијата на молекуларен кислород. Тоа се: супероксидниот анјон ( $O^{\cdot-}$ ), водородниот пероксид ( $H_2O_2$ ) и хидроксилниот радикал ( $\cdot OH$ ). Се смета дека NADPH-зависната оксидаза, лоцирана на мембраната на плазмата, продуцира супероксиден анјон, што потоа се конвертира во хидроксилен радикал и водороден пероксид. Хидроксидниот радикал е најсилниот оксидант на врските на активниот кислороди може да иницира радикални верижни реакции на ниво на органски молекули, водејќи до пероксидација на мастите, инактивација на ензимите и деградација на нуклеинските киселини. Врските на активниот кислород можат да придонесат за изумирање на клетките, како дел од хиперсензитивната реакција или директно да го убијат паразитот.

### 12.8 Реакција на модификација на протеините на клеточниот сид

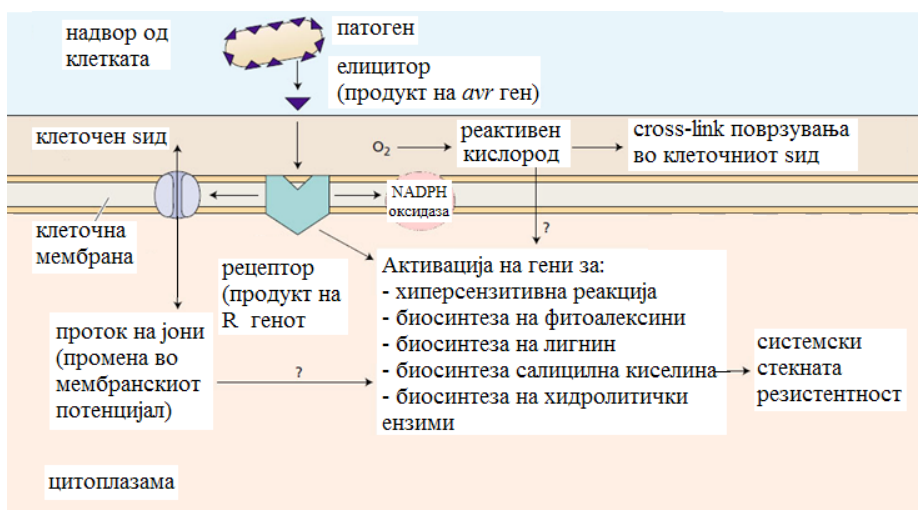
Многу видови реагираат на нападот од габи или бактерии со синтетизирање на лигнин или калус. Овие полимери се сметаат дека служат како бариери, изолирајќи го патогенот од остатокот на неинфицираното растението и физички го блокираат неговото ширење. Ваков одговор е **реакцијата на модификација на протеините на клеточниот сид**. По напад од патоген, одредени протеини од клеточниот сид, богати со пролин, се оксидираат и се поврзуваат со реакции во кои медијатор е хидроген пероксидот (cross-link поврзувања). Овој процес ги зајакнува сидовите на клетките во опсег на местото на инфекција, зголемувајќи ја нивната отпорност на микробна дигестија.

Друга одбранбена реакција на инфекција е формирање на хидролитички ензими што го напаѓаат клеточниот сид на патогенот. Одредени глуканази, хитинази и други хидролази се синтетизираат со инвазија на габата, а хитинот е примарната компонента на сидовите на клетките на габите. Овие хидролитички ензими ѝ припаѓаат на група на протеини што се поврзани со патогената

инфекција и како такви се познати како протеини поврзани со патогенеза **PR протеини** (PR=pathogenesis related).

### 12.9 Фитоалексини

Најверојатно најдобро проучуваната реакција на растенијата предизвикана од нападот на бактерии или габи е синтезата на **фитоалексини**. Фитоалексините се хемиски различна група на секундарни метаболити со силна антимикробна активност, што се акумулира околу местото на инфекцијата. Создавањето на фитоалексин, изгледа дека е вообичаен механизам на резистентност на патогени микроорганизми во широк спектар на растенија. Како и да е, различни фамилии растенија вклучуваат различни типови на секундарни продукти, како фитоалексините. На пример, изофлавоноидите се чести фитоалексини во фамилијата на легуминози, а во растенијата од фамилијата на Solanaceae, како домот, компир, тутун, различни сесквитерпени, се создаваат како фитоалексини. Генерално, фитоалексините не можат да се откријат во растението пред инфекцијата, но се синтетизираат многу брзо по нападот од микробите, заради активирањето на нови биосинтетски патишта. Точката на контрола е обично иницијацијата на генетската транскрипција. На тој начин, растенијата изгледаат дека не содржат никаква ензимска машинерија потребна за синтеза на фитоалексини. Наместо тоа, веднаш по микробната инфекција тие почнуваат со транскрипција и транслација на соодветните mRNA, синтетизирајќи ги ензимите *de novo*.



Слика 12.8 Активирање на одбранбени механизми кај растенијата при напад на патоген (Taiz, L. и Zeiger, E., 2006)

Иако, фитоалексините се акумулираат во концентрации коисо биоанализи се покажале како токсични за патогените, одбранбеното значење на овие соединенија во ненападнато растение не се целосно познати. Неодамнешните експерименти на генетски модифицирани растенија и патогени го обезбедија

првиот директен доказ за функцијата на фитоалексините во живо. На пример, кога тутунот билгенетски модифициран со ген кој ја катализира биосинтезата на фитоалексин ресвератол, тој станал многу поотпорен кон габи, отколку немодифицираните растенија. Од друга страна, пак, мутантите од *Arabidopsis thaliana*, дефицитарни со фитоалексиноткамалексин, биле поподложни на габни инфекции, отколку дивниот вид. Во други експерименти, патогените што биле модифицирани со гени кои кодираат синтеза на ензими што ги деградираат фитоалексините, можеле да ги инфицираат растенијата кои нормално биле резистентни на нив.

### 12.10 Распознавање на супстанциите што ги ослободуваат патогените

Секој растителен вид, па дури и индивидуалните растенија, многу често се разликуваат во нивната резистентност кон микробните патогени. Овие разлики се наоѓаат во брзината и интензитетот на реакциите на самото растение. Резистентните растенија реагираат многу побрзо и посилено отколку растенија кои се подложни на инфекција. Оттука, е важно да се знае како растенијата го чувствуваат присуството на патогенот и како иницираат одбрана.

Во последните неколку години, истражувачите изолираа над 20 различни растителни гени за отпорност, познати како R-гени, кои функционираат во одбраната против габи, бактерии и нематоди. За најголем дел од R-гените се смета дека енкодираат рецептори за протеини што ги препознаваат и врзуваат одредени молекули кои потекнуваат од патогените. Специфичните молекули од патогените се нарекуваат **елицитори**, и тие вклучуваат протеини, стероли и полисахаридни фрагменти, кои произлегуваат од сидот на клетките на патогенот, надворешната мембрана или процесот на секреција. Самите продукти на R-гените се скоро сите протеини со аминокиселината лусин, повторена неколку пати во секвенца. Продуктите од R-гените се дистрибуираат на повеќе од едно место во клетката. Некои се сместени на надворешната страна од клеточната мембрана, кадешто можат брзо да ги откријат елициторите. Другите се во цитоплазмата, за да ги детектираат или патогените молекули што се инјектираат во клетката, или други метаболички промени кои индицираат патогена инфекција. R-гените ја сочинуваат една од најголемите фамилии на растителни гени (R=Resistance genes).

Студиите за растителни болести открија комплексни шеми на врската растение - патоген. Растителните видови се подложни на нападот на едни видови патогени, но отпорни на други патогени. Се смета дека оваа специфичност е одредена од интеракцијата помеѓу производите на R-гените на домаќинот и *avr*-гените на патогенот (*avr*= avirulence genes). Според досегашните сознанија, успешната отпорност бара елициторот да биде брзо препознаен од рецепторот на растението - домаќин.

### 12.11 Елицитори – предизвикувачи на сигналната реакција

Само по неколку минути откако патогените елицитори ќе бидат препознаени од R-генот, се активираат комплексни сигнални патишта, кои водат до одбранбените механизми. Еден од овие механизми е и промената во јонската пропустливост на клеточната мембрана (слика 12.8). Активирањето на R-гените стимулира прилив на  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{H}^{+}$  јониво клетката и одлив на  $\text{K}^{+}$  и  $\text{Cl}^{-}$

јони. Приливот на  $\text{Ca}^{2+}$  ги активира оксидативните врски што може да дејствува директно во одбрана, како и сигнализирање на други одбранбени реакции. Други соединенија, на патиштата на конверзија на сигналот предизвикани од патогенот ги вклучуваат азотниот оксид, јасмонската киселина и салицилната киселина.

Кога растението ќе ја преживее инфекцијата на патогенот на едно место, тоа често развива зголемена отпорност кон следните напади на сите места на растението и стекнува заштита против широк ранг патогени. Овој феномен, наречен **системски стекната резистентност** ( $\text{SAR} = \text{systemic acquired resistant}$ ) се развива за период од неколку дена по иницијалната инфекција. Системски стекнатата резистентност се јавува како резултат на зголеменото ниво на одредени одбранбени соединенија.

Механизмот на индукција на системски стекнатата резистентност е сè уште непознат, а еден од внатрешните сигнали, најверојатно е **салицилната** киселина. Нивото на овој дериват на бензоева киселина, драматично се зголемува во зоната на инфекцијата после иницијалниот напад, и се смета дека воспоставува резистентност и во другите делови на растението, иако самата салицилна киселина не е мобилниот сигнал.

Иако растенијата немаат систем за имунитет, како кај животните, тие развиле сложени механизми кои ги штитат од напади на хербиворни инсекти и микроорганизми причинителна болести.



---

### 13. МОРФОГЕНЕЗА ВО КУЛТУРА *IN VITRO* И БИОТЕХНОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА

#### 13.1 Од идеја до први резултати

Една од особените според кои растенијата битно се разликуваат од животните, е нивната способност за вегетативно размножување. Под тоа се подразбира појавата кај отсечените органи, корени, стебло, лист, па дури и нивните значително помали фрагменти, да може да го реституираат (надополнат) остатокот од растителниот организам. На тој начин се добива голем број нови растенија, кои припаѓаат на иста полна генерација како и мајката - растение. Бидејќи е избегнато вкрстувањето со други единки, вегетативното потомство е **генетички хомогено**. Таа појава е широко искористена во практиката при размножување со резници, кртоли, луковици, како и при калемење. Истата појава се јавува и во култура *in vitro*, со таа разлика што почетните фрагменти на растението се многу помали, некогаш сведени на мал број, или дури и на поединечни клетки, а бројот на добиени растенија е неспоредливо поголем.

Способноста на растителните клетки *in vitro* да се дедиферинзираат, делат и да регенерираат поединечни органи, ембриони, или во цело растение е израз на нивната **тотипотенција**, која ја предвидел уште Gottlieb Haberlandt (1854-1945) 1902 г.

Потенцијалното значење на културата на изолираните клетки за проучување на делбата и другите функции на клетката е забележано многу порано пред културата *in vitro* да стане технички изводлив метод. Германскиот ботаничар Haberlandt сфатил дека клетките треба да бидат ослободени од влијанието на други клетки во растенијата како целина, за да можат да се проучуваат. Тој одгледувал изолирани клетки, во течен медиум, но овие обиди не дале никаков резултат. Haberlandt, G. изолирал клетки од палисадно ткиво, жарни влакна од коприва, влакна од *Tradescantia* и други различни типови клетки и ги поставил во раствор што главно содржи минерални соли и јаглехидрати. Во оваа култура клетките живееле некое време, но не се делеле. Сепак Haberlandt, предвидел дека културата на клетките еден ден ќе биде остварлива и дека овој метод ќе биде клучен во проучувањето на факторот на делба на клетките. Денеска е јасно зошто неговите обиди не биле успешни. Тој, користел, диференцирани клетки за изолација, што ни во растението не се делат. А потоа, неговата хранлива подлога била премногу сиромашна, затоа што тој не знаел за различните стимулатори, како што се витамините и фитохормоните. И покрај тоа, убедливо го има формулирано значењето на културата на клетки, така што инспирирани од неговите обиди, генерации на научници по него, со право го сметаат за основач на оваа област.

Сепак, требало да поминат повеќе од 30 години, за да се постигнат првите позитивни резултати. Во текот на 1939 година се објавени, речиси истовремено три публикации, во кои е опишана постапката за неограничен пораст на растителните ткива во култура. Автори се Gautheret, R.J. и Nobécourt, P.A. во Франција и White, P.R. во Америка. Gautheret, R.J. изолирал исечоци од стебло во кои е опфатено и камбијалното ткиво, и тоа од морков (*Daucus carota*) и некои видови на дрвја. Nobécourt, P.A., исто така, користел морков, а подлогата на која тие се одгледувани, содржела витамини од групата В, како и индолоцетна

киселина, единствен хормон кој дотогаш бил познат. White, P.R. изолирал ткиво од хибриден тутун, што растел без додаток на хормони, за што подоцна е покажано дека овие ткива хормоните сами ги синтетизирале. На подлога со ауксини, клетките од камбијалното ткиво непрекинато се делеле и образувале **калус**, составен од маса на недиференцирани клетки, без структура и облик. Кога мал дел од тоа ткиво по 3-4 недели ќе се пренесе на свежа подлога, тој продолжува да расте. На тој начин, со редовно пренесување, клетките се одржуваат неограничено во живот.

### 13.2 Синергија на ауксин и цитокинин

Откритието дека за делба на клетките во култура се неопходни ауксин и цитокинин, е потврдено со тек на годините кај сите растенија што се испитувани. Растителните видови се разликуваат по тоа која супстанција од групата на ауксини и цитокининот е најактивна и кои концентрации се оптимални.

Може да се каже дека не постојат видови клетки што не реагираат на тие стимуланси. Ауксинот и цитокинините додадени посебно во хранлив медиум за култура *in vitro*, предизвикуваат многу организирана делба на клетки, а нивниот заеднички ефект е далеку од очекувањата на поединечниот збир. Освен тоа, перманентното растење на калусот се постигнува само со присуство на двата хормона, во клеточниот циклус.

Другите хормони, спрема досегашните податоци, не се потребни за клеточната делба, но во одделни случаи имаат стимулативно или инхибиторно дејство. Така, апсцисинската киселина (**АВА**), која иако во многу процеси е антагонист на цитокининот и ауксинот, во калусните култури на одредени растенија ја стимулира клеточната делба. Дејството на гиберелините за клеточната делба на калусот се разликува во зависност од растителниот вид.

### 13.3 Морфогенеза во култура *in vitro*

Постојат повеќе начини на вегетативно размножување *in vitro*, а најзначаји се: **микропророгација, органогенеза, соматска ембриогенеза, андрогенеза или гиногенеза и соматска хибридизација**. Културата на врвните пупки, кои се означуваат како микропропагација, како и органогенезата во калусните ткива, се два основни начина за вегетативно размножување *in vitro*.

Третиот начин е развивање на ембрионите од соматските клетки, кое се нарекува соматска ембриогенеза. Хаплоидните клетки на машкиот и женскиот гаметофит, исто така, под одредени услови можат да се развијат во растенија без оплодување, што е познато како андрогенеза, односно гиногенеза. Сепак, соматските клетки, диплоидни или хаплоидни, можат да се однесуваат како полни клетки, па со нивна фузија да образуват нов организам.

Оваа фузија на соматски ембриониди се нарекува **соматска хибридизација**. Покрај тоа што овозможува потполно нов увид во физиологијата на клетките, сите овие појави пружаат значајни нови можности за развој на биотехнологијата и генетичкото инженерство.

### 13.4 Основни методи во култура на ткиво

Калусните култури одговараат на хормонските стимуланси, тие треба да се одгледуваат во средина (хранлива подлога или хранлив медиум) која содржи

многу супстанции, генерално потребни за живот на клетките. Во култура, фрагменти од ткивата се хетеротрофни и не можат да изградат многу соединенија, кои во растението потекнуваат од различни растителни органи. Постои голем број хранливи подлоги со различен состав, кои се погодни за различни видови. Сите хранливи подлоги содржат раствор од минерални соли и бидестилирана вода, која ги опфаќа неопходните макро и микрохранливи елементи. Во нив се додаваат јаглехидрати, најмногу сахароза или глукоза, а често се додава и извор на редукциски азот, како што е glutамин, глицин, или казеин хидролизат. Подлогите секогаш содржат витамини од групата В, и тоа најчесто тиамин ( $B_1$ ), пиридоксин ( $B_6$ ), и никотинска киселина. Освен тоа, се користат и разни состојки кои придонесуваат за подобар раст на калусот, како што е мио-инозитол, аденин и други. Подлогата со овие наведени состојки е означена како базален медиум (BM), а во неа се додаваат хормони и други супстанции со специфично дејство. За време на испитувањата, за секој нов растителен вид или варијатет мора да се испитаат неколку комбинации, додека не се најде најдобрата.

Растителниот материјал кој се поставува во култура, може да биде со различно потекло. Површината од фрагменти кои се изолираат мора да биде стерилна. Стерилизацијата се изведува со помош на различни хемиски средства, за време на постапката се користат стерилни инструменти, стакларија и раствори, и сето тоа се изведува во ламинарна комора или стерилна просторија.

#### 13.4.1 Калусни култури

Изолирани исечоци од растителен материјал, односно фрагменти од корен, лист, стебло, цвет или други растителни органи, а чии клетки се способни за делба во култура *in vitro*, се викаат уште и **почетни експлантати** или **почетен материјал**. Со воведување на ауксинот и цитокининот во култура, се покажало дека и други клетки кои веќе не се меристемски, можат да се дедиференцираат и да ја повратат способноста за делба. Така, калусни ткива можат да се добијат од експлантати од корен, стебло, лист, цвет, плод или други растителни органи. Честопати, почетниот материјал е зрел или незрел ембрион, плодник и антери. По правило, младото ткиво кое не е завршено со растење, е pogodно за изолирање на експлантати. Од експлантатите се образува примарен калус, тој по 3-6 недели се пренесува на свежа подлога, така што дел од ткивото кој активно расте, се исчистува од исушените и некротизирани делови. Следното пасажирање или супкултура, трае исто 3-6 недели и со повторување на оваа постапка ткивото се одржува неограничено во живот. Калусите имаат специфична морфологија и анатомија. Пред сè се разликуват **растресити** од **компактни** калуси, чија појава зависи од потеклото на експлантатите, или од составот на подлогата.

Калусите, исто така, имаат своја внатрешна структура. Во нив различно изгледаат слоевите на клетките, оние кои се во внатрешноста на калусот и оние кои се наоѓаат на површината. Но, во секој случај, структурата на калусните ткива не е ни приближно слична со структурата на кое било ткиво кое е во состав на организмот.

Серија од ткива, кои се размножени од ист почетен експлантат, се означува како ткивен, или **калусен клон**. Поради тоа што клетките се размножуваат со митотичка делба, без реконструкција на мејотични гени, би се очкувало еден клон да е генетички хомоген. Но, секогаш не е така. Заради промената во соматските

клетки, отстапувањата кои се јавуваат се наречени, **сомаклонални варијатети**, а најчесто се полиплодија, анеуплоидија, како и други хромозомски аберации.

### 13.4.2 Суспензија од клетки

Многу калусни ткива, кога се одгледуваат во течна средина која постојано се промешува, поставени на тресалка, клетките поединечно се распаѓаат. Така се добива **суспензија од клетки** чие што одржување е уште еден доказ дека клетките се самостојни единки, способни за делба, како што предвидел и Haberlandt. Меѓутоа клетките по делбата остануваат заедно и образуваат нов калус. За да се избегне тоа и да се одржи вистинска култура од изолирани клетки, суспензијата повремено се филтрира преку фини филтри, најлон или челични жици, чии отвори не ги пропуштаат клетчините агрегати. Растворите во кои се одгледуваат клетките, се слични на составот како и оние од ткивните култури, со таа разлика што тие содржат повеќе состојки, затоа што синтетичката способност им е ограничена. Еднаш неделно, филтрираната суспензија се пренесува во свежа средина, а садот со суспензијата е прицврстен за некој уред, кој непрекинато го тресе и врти во круг. Така, растителните клетки неограничено се одржуваат во култура. Кога суспензијата ќе се разлие на агар, тогаш одделни клетки се развиваат во калус, кој претставува **клон со потекло од една клетка**. Можноста да се открие сомаклоналното варирање е поголема кај изолираните клетки, отколку кај калусот. За многу физиолошки испитувања, **клонираната клеточна линија** е од големо значење, заради тоа што клонските клетки се генетички хомогени.

### 13.4.3 Култура на протопласти

Под **протопласти** се подразбираат клетки ослободени од клеточниот сид и ограничени само со плазмолема. Во шеесетите години (Cocking, 1960), ја развил постапката за добивање на протопласти, што се состои од **три фази**.

**Во првата фаза**, клетките се изложени на раствор со низок (минимален) негативен осмотски потенцијал, кој предизвикува плазмо-лиза, а истовремено на нив дејствуваат ензимите кои го деградираат клеточниот сид. Тоа се разновидни ензими како пектинази, што ја разлагаат пектинската средна ламела, како и целулазите и хемицелулазите, кои ги хидролизираат полисахаридите. Откако ќе се заврши дигестијата на клеточниот сид, во суспензијата остануваат протопласти, кои добиват правилна топчеста форма, без оглед на клеточната форма од кои потекнуваат.

**Втората фаза** ја опфаќа повторната регенерација на клеточниот сид.

**Третата фаза** опфаќа делба на нови клетки и евентуално образување на калус.

Првата фаза релативно е остварлива. За одгледување на протопластите и за стимулација на нивната делба (втора и трета фаза) постојат различни методи, така што културата на протопласти преоѓа во култура на клетки. Критично е прашањето дали ќе дојде до делба на клетките со нов клеточен сид, што зависи од растителниот вид, како и од други недоволно познати причинители. Смеслата на целата постапка се состои во тоа што, периодот во кој клетката е „гола“ (без клеточен сид) може да се користи за различни испитувања. Од протопластите, со помош на осмотскиот шок, кога тие ќе се распрснат, се ослободуваат органели

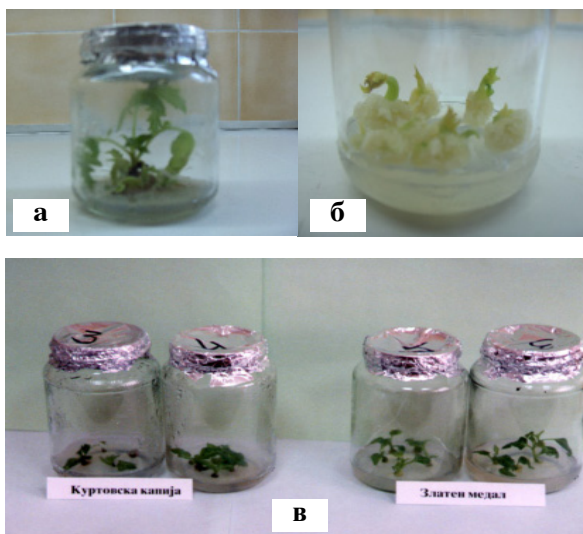
(јадро, хлоропласти, митохондрии, вакуоли) кои нештетени се погодни за понатамошни испитувања. На крајот, стадиумот без клеточен сид, овозможува пренос на макромолекулите во клетките по пат на микроинјекција, со помош на вектор, или со соматска хибридизација. Протопластите, на сите можни начини можат да бидат генетички изменети, исто како и сите клетки во суспензијата, се користат за добивање клонови од една клетка, за регенерација на органи и цели растенија, кои во случај на генетичка манипулација имаат нови видоизменети особини.



Слика 13.1 Култура на протопласти од мезофилни клетки на тутун *Nicotiana tabacum* L., (Koop Schweiger, 1985)

#### 13.4.4 Микропропагација

Во поширока смисла на зборот, терминот **микропропагација** го означува секој начин на размножување на растенијата во култура *in vitro*.



Слика 13.2 Микропропагација на градинарски култури изведена на Катедрата за биотехнологија, генетика и селекција на растенијата на Земјоделскиот факултет при Универзитет „Гоце Делчев“ – Штип: а) домати; б) краставица; в) пиперка (Колева-Гудева, Л., 2007).

Но, микропропагацијата главно, е ограничена на размножување на изолирани врвови на апикалните и аксиларните пупки, кои го опфаќаат меристемот на врвот на стеблото, или оние кои се формирани во пазувите на лисните примордии.

### **13.4.5 Култура на апикални и аксиларни пупки**

За разлика од перманентната култура на коренот, културата на пупките има многу голема примена. Во оваа постапка, почетен материјал за размножување е врвот на стеблото, со големина од 1-3mm, која опфаќа меристем и повеќе најмлади лисни примордии. Наместо врвот на стеблото, почетниот експлант можат да бидат и изолирани нодуси, што во пазувите на листовите носат зачеток на аксиларните папки.

Заради иницијација на развојот, врвот на стеблото се става на хранлива подлога, на која прво листовите малку се издолжуваат и се образува лисна розета. Таа подлога содржи висока концентрација на цитокинин, најчесто бензиламинопуриин (BAP). Освен на листовите, оваа подлога влијае и на растењето на аксиларните пупки, така што во првата фаза на микропропагација се добива многу разгранета грмушка на пупки, кои потоа се раздвојуваат и пренесуваат на нова подлога. Таа фаза е **мултипликација**, во која индексот на размножување, т.е. просечниот број пупки кој се развива од еден инокулум, обично е од 4-10. На подлогата за размножување пупките мора да останат сè додека не се добие саканиот број. Многу од нив на иста подлога спонтано се издолжуваат, но издолжувањето се подобрува ако се намали концентрацијата на цитокинините, а да се додаде гиберелин.

**Ожилувањето** се индуцира на стеблото што достигнало должина од најмалку 1-2 см. Ауксините се користат за индукција на адвентивните корења. Тие се додаваат подолго време во ниска, а пократко време во висока концентрација, а потоа се пренесуваат пупките на подлога без хормони, за корените да подобро растат.

Ожилените растенија се пренесуваат во нестерилни услови и постепено се **аклиматизираат** на природна средина. Различни постапки се потребни за да се адаптира растението на условите на надворешната средината, како што се ниска воздушна влага, регулирање на транспирацијата, автотрофен начин на живот и на други реакции на нестерилните услови. Кај повеќето растителни видови кои се испитувани е пронајден погоден метод на аклиматизација, а со тоа успешно е изведена и микропропагација.

Значењето на микропропагацијата денес е многу голема и за практиката и за посебни цели во текот на селекцијата на растенијата. Голем број зелјести растенија, овошки, шумски растенија, кои имаат економско значење, денес можат да се размножуваат во лабораториски услови и тоа за многу кратко време, на многу мал простор да се добие огромен број регенеранти.

Бидејќи вегетативното размножување не опфаќа оплодување и рекомбинација на гените, растенијата кои се добиваат се генетички хомогени и идентични на почетниот материјал. Опасноста од соматоналното варирање е сведена на минимум, бидејќи со размножувањето веќе се формираат меристеми, кои се релативно стабилни. Голем број установи, институции и фирми во светот развиле комерцијално производство на саден материјал по пат на микропропагација. Посебно, оваа постапка се користи за следните цели:



- Размножување на генотипови до кои се доаѓа со вкрстување во процесите на селекцијата, на пример во F1 генерацијата; овие генотипови можат да бидат драгоцени, но малубројни, што ја успорува понатамошната работа на селекцијата.
- Брзо размножување на растенијата кои се потребни за репродукција во расадниците и институциите кои се занимаваат со производство.
- Размножување на ендемичните и ретки растенија кои се во опасност од истребување, заради зачувување на разновидноста на флората на Земјата.
- Размножување на растенијата кои се загрозени на своите местоположби од дејствувањето на антропогените и другите штетни фактори, заради нивна реинтродукција. Размножување на украсните растенија, како што се орхидеите, каранфилите, герберите и многу други видови, чии непроменливи особини во потомството можат да се заржаат само со резници, или со калемење.
- Размножување на лековитите растенија, како и на други растителни видови, кои содржат значајни секундарни супстанции. Овие растенија често растат на тешко достапни или просторно ограничени локалитети, па нивното размножување во *in vitro* заради обезбедување со суровина за индустриска преработка, или садници за плантажно одгледување.
- Размножувањето на елитните примероци на шумските дрвја, чии што особини високо се оценети. Повеќегодишните дрвенести видови се хетерозиготни, а особините на растенијата добиени од семе доаѓаат до израз по многу години. Со микропропагација се обезбедуваат садниците чиј што квалитет е однапред познат.
- Кај дводомните видови често од интерес се изведува садење само на еден, или претежно на еден пол, но некогаш е потребно неколку години за да се одреди полот на садницата. Пример за тоа е тополата која се одгледува за индустриска цел и кај која не се пожелни женски растенија, заради непријатното расејување на плодовите во пролет. Друг пример е актинидијата (*Actinidia sinensis*), кај која се изведува успешно опрашување кога се одгледува едно машко растение на седум женски. Микропропагацијата на вакви видови има големо економско значење.

#### 13.4.6 Култура на меристем и сузбивање на вирусите

Микропропагацијата има посебна, многу значајна улога во борбата за сузбивање и елиминирање на растителните вируси. Бидејќи вирусите по правило не се наоѓаат во меристемските клетки, со размножувањето на здравиот материјал во култура се добива здраво вегетативно потомство. Исто така, ако од заболено растение се изолира меристем, може да се добие потомство ослободено од вирус. Процедурата која се применува во суштина не се разликува од постапката за размножување на пупките *in vitro*, само е потребно почетниот експлантат да биде што помал, за да не се изолираат и трајни клетки кои содржат вируси. За таа цел, најдобро би било да се изолира само апикален меристем, но вегетативската купа без лисни примордии во култура не може да се развива во стебло и дава само калус. Затоа, на експлантатот се оставаат две најмлади примордии, чие присуство е доволно за нормален развиток. Додека пупките се размножуваат во култура тие остануваат стерилни. Но, кога ќе



се изнесат во природни услови, растенијата мораат да се заштитат со мрежи и хемиски средства од инсекти, кои се преносители (вектори) на вируси. Многу овошни, градинарски и украсни растенија така се одгледуваат како здрав саден материјал, а прописите на многу земји бараат уверение дека растенијата се тестирани ("virus-tested") и ослободени од вируси ("virus-free") или безвирусен материјал. Посебна опасност за ширење на вирусите постои при одгледување на растенијата кои се размножуваат вегетативно (јагоди и компир). Постапката за производство на безвирусни садници во светот многу се применува и потполно е комерцијализирана. За компирот за и други економско значајни видови постојат институции кои се занимаваат само со производство на здрав саден материјал.

### **13.4.7 Теоретско и практично значење на растителните култури**

Прогресот на воспоставување во развојната физиологија на растителни култури на клетки, ткива и органи, од многу причини има исклучително значење.

Како прво, разрешена е дилемата околу самостојноста на клетките како најмала единица, способни за живот и размножување, дури и надвор од организмот. Клетките, во извесна смисла, стануваат рамноправни со едноклеточните организми, затоа што се покажало дека тие се „бессмртни“, исто како и бактериите. Клетките од повеќе растенија престануваат да живеат кога угинува растението, но кога се ослободени корелативните и интеграционите фактори, тие живеат неограничено. Иако морковот е двогодишна култура, чии клетки живеат најмногу две години, клетките што Gautheret ги изолирал во 1939 година, се одржувани во живот повеќе од 50 години.

Второ, културите на растителни клетки и ткива се погодни како објекти за проучување на физиологијата на клетките. Тоа може да се види од многу примери кои се наведени од многубројни истражувачи.

Трето, многу постапки се прилагодени за постигнување на различни практични цели. Клоновите на калусните ткива и клеточната суспензија се користат за добивање на различни природни продукти во култура. Постапката е заснована врз способноста на изолирани ткива да синтетизираат различни секундарни соединенија, кои се употребуваат во фармацевтската индустрија. Тоа се различни индолни соединенија и алкалоиди, адитиви за храна, пигменти и други соединенија од различна природа. За оваа потреба клетките, односно клеточната суспензија, се одгледува во големи ферментатори од 100 литри па и повеќе, во услови што се контролираат. Предноста на овој метод е што одгледувањето во лабораториски услови бара мал простор, во споредба со одгледувањето во надворешни услови (на нива, во заштитен простор), независно од климатските и сезонските фактори и од вегетацискиот период на растенијата, клетките се на располагање преку целата година.

### **13.5 Органогенеза**

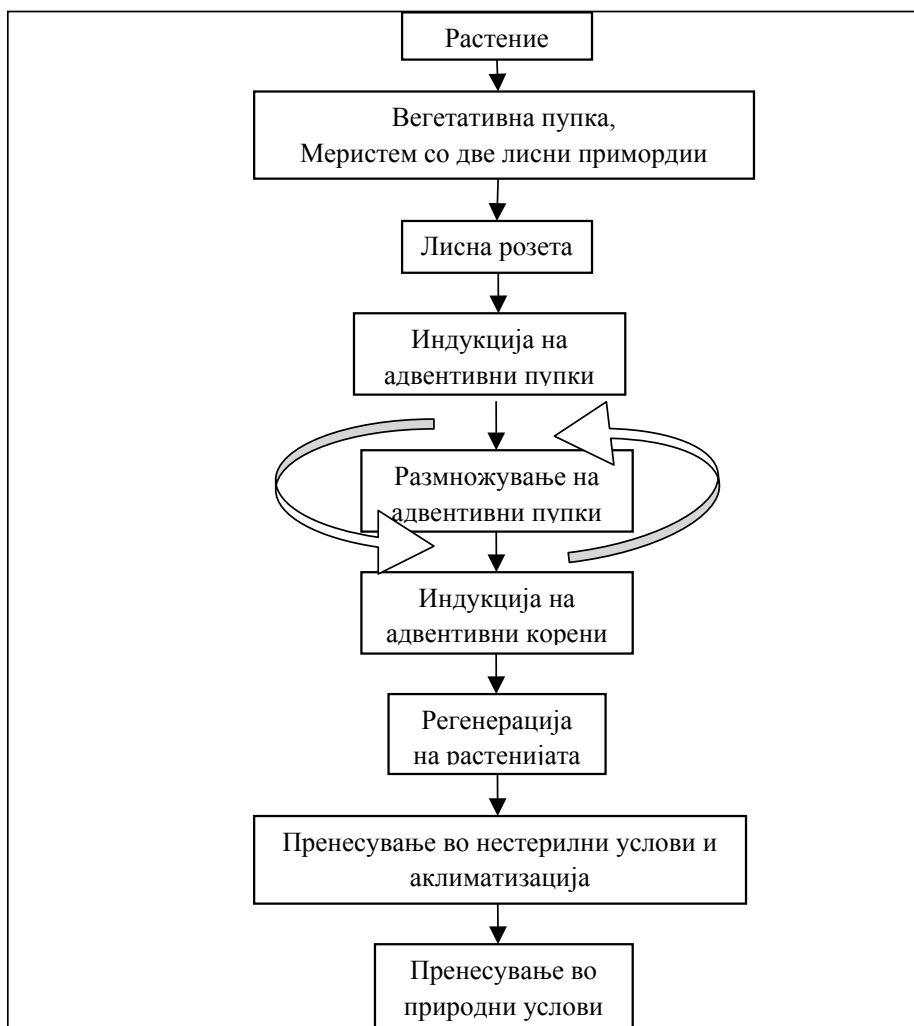
За разлика од микропропагацијата, со која се поттикнува развојот на формираните зачетоци, под органогенеза се подразбира *de novo* образување на пупки, а исто и корени. Кога ќе се појават регенерираните пупки, тие можат и понатаму да се размножуваат (како пупките од горниот дел на стеблото). Различните постапки во одгледувањето на експлантати можат да се применат, за да од изолираните сегменти се регенерираат растенијата. Таков циклус е прикажан на слика 13.3.

### 13.5.1 Потекло и услови на развојот на регенерирани органи

Органогенезата според начинот на настанувањето може да биде **директна** или **индиректна**.

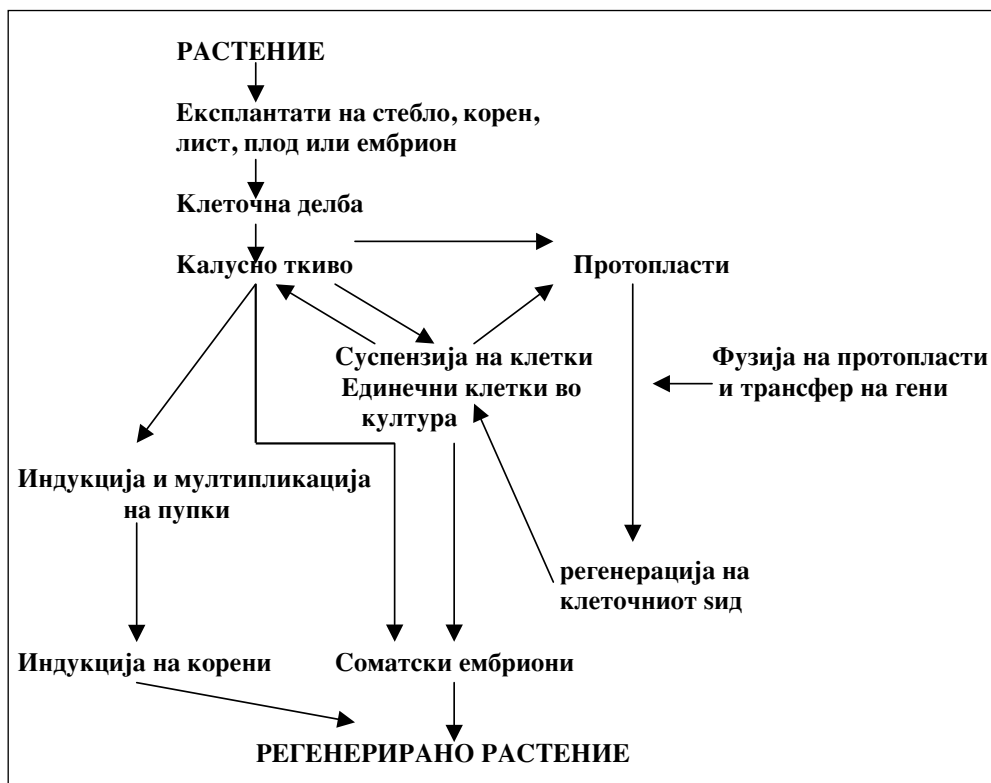
Во директната органогенеза зачетоците на новите органи се образуваат на отсечениот хипокотил, стеблото, листовите или коренот, од клетките на трајните ткива (т.е. од почетните експлантати) кои се дедиференцираат и непосредно се организираат како апикални меристеми.

Во индиректната органогенеза, прво клетките се дедиференцираат интензивно надолу и образуваат калус, а потоа локализираните меристемски центри стекнуваат структура на апикални меристеми. По правило, меристемските пупки се зачнуваат во површинските слоеви, а корените од клетките, кои лежат длабоко во ткивото на експлантатот.



Слика 13.3 Шема на постапката за микропропагација.

Регенерацијата на органите зависи од многу фактори, пред сè **генетички** и **хормонални**. Постојат значителни разлики помеѓу видовите во поглед на капацитетот на регенерацијата. Генотипската специфичност е општа појава, која ги опфаќа и сите други морфогенетски *in vitro* процеси. Таа е посебно изразена кај одгледуваните растенија, чии видови опфаќаат многу подвидови и сорти. Хормоналните учесници во регенерацијата се **ауксин** и **citoкнин**, во одреден баланс, како што е веќе повеќе пати спомнато. **Високата концентрација на ауксини индуцира корени а високата концентрација на цитокинини индуцира пупки**. Ова генерално правило е утврдено на ткивото од тутун (Scoog, F. и Miller, L.R., 1957).



Слика 13.4 Циклус на култура на ткива и регенерација на растенијата; прикажани се различни патишта со кои од изолираните отсечоци може да се регенерира целото растение.

### 13.5.2 Секвенцијални процеси во текот на органогенезата

Регенерацијата на пупките и коренот се состои од низа слични процеси, кои се добро проучени на листовите *Convolvulus arvensis* како модел. На различни индуцирани подлоги, отсечените листови образуваат калус, пупки или корени. Со преместување на отсечоците од една подлога на друга, е утврдено дека органогенезата се состои најмалку три од процеси. Тоа се **1. стекнување на компетенција**, **2. детерминација** и **3. морфолошка диференцијација**.

Кога фрагменти од листови се поставуваат на која било подлога, за првите десет дена на пресечениот раб се образува калус. Калусните клетки се компетентни за регенерација, но не се детерминирани, бидејќи се способни да формираат калус, папки, и корени. Меѓутоа, почнувајќи од десеттиот ден, составот на подлогата станува индуктивен; и потребно е калусот да остане на индуктивна подлога 10-14 дена, за да станат детерминантни калусните клетки за специфичен морфогенетски пат. Ако калусите се постават на:

- индуктивна подлога со висока концентрација на цитокинини (изопентила-денин,  $7 \text{ mg l}^{-1}$ ) и ниска концентрација на ауксини (IAA,  $0,05 \text{ mg l}^{-1}$ ), тие образуваат пупки;
- индуктивна подлога што содржи само ауксин (IBA  $12 \text{ mg l}^{-1}$ ) образуваат корени;
- индуктивна подлога во присуство на IAA ( $3 \text{ mg l}^{-1}$ ) и кинетин ( $0,3 \text{ mg l}^{-1}$ ) настанува неорганизирано калусно ткиво.

По периодот на индукција, видот на регенерација не може да се менува со пренос на друга подлога, иако морфолошката диференцијација дури по неколку денови е завршена. Дали ќе се развијат пупки или корени, исклучиво зависи од составот на хранливиот медиум кој бил применет за индукција.

### 13.5.3 Генетски фактори на органогенезата

Додека физиолошките докази за постоењето на различни фази на органогенеза се забележани при работата со многуте ткива, некои генетски фактори се дефинирани неодамна, при проучување на редиференцијацијата на пупките на отсечените корени и стебла на мутантите *Arabidopsis thaliana*. Одредени мутанти (*srd1*, *srd2* и *srd3* = shoot rediferentiation mutants) покажале осетливост спрема температурата. На температура од  $22^{\circ}\text{C}$ , органогенезата се јавува нормално, како одговор на хормоналниот состав на подлогата, но на температура од  $27^{\circ}\text{C}$ , индукцијата на органите е спречена. Осетливоста кон температурата веројатно е резултат на губитокот, или инактивацијата на продуктите на некој ген. Експлантатите се одгледуваат четири дена на подлога за стекнување на компетенција а потоа, три недели на подлога за индикација на пупките. Пренесувањето на експлантатите во различно време на рестриктивна температура (од  $22^{\circ}\text{C}$  на  $27^{\circ}\text{C}$ ), се покажало дека мутантите различно реагираат. Ако мутантот *srd3* веднаш се стави на  $22^{\circ}\text{C}$ , се развива многу мал калус на кој нема корен ниту пупка. Тоа значи дека генот SRD3 е потребен за стекнување на компетенција. Мутантите *srd1* и *srd2* не развиваат пупки, ако рестрективната температура ( $27^{\circ}\text{C}$ ) се применува во првите седум дена по индукцијата, што значи дека продуктите од генот SRD1 и SRD2 мораат во тоа време да бидат присутни, за да се развијат пупки.

### 13.6 Соматска ембриогенеза

Ембрионите кај сите растенија се развиваат од зигот, која настанува со оплодување на јајните клетки од машката полна клетка во процесот на сингамија. Во природата се познати појави при кои адвентивните ембриони се развиваат од ткивата блиски до ембрионот, на пример од овули, нуклеус, или од интегументот, што се нарекува **адвентивна ембриогенеза**, или **апомиксис**. Сепак, таа појава е ограничена на мал број видови и нема многу големо значење.

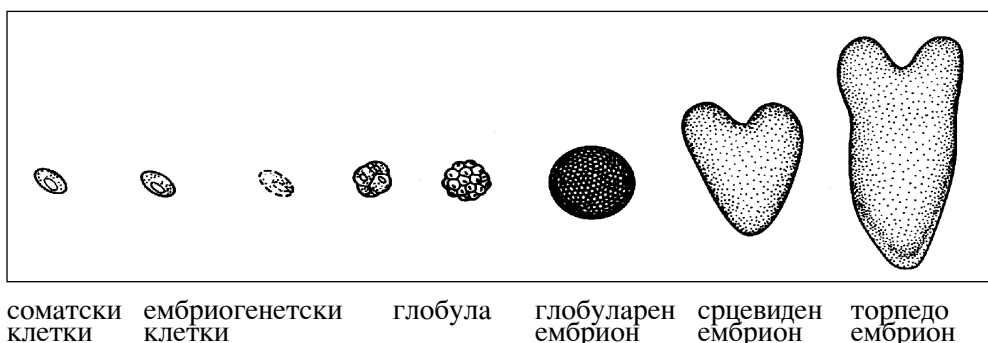
Развојот на ембриони од соматските клетки е процес кој е наречен **соматската ембриогенеза**. Освен тоа што оваа појава ја докажува предвидена тотипотенција на растителните клетки, таа има и големо практично значење.

Соматската ембриогенеза се дефинира како развоен процес во кој се создава идеален ембрион од само една соматска (телесна) клетка и се формира структура која покажува биполарна активност, иста како онаа во најраните фази на зиготската ембриогенеза.

Соматската ембриогенеза се состои од низа постепени промени, што по општа шема се слични на развојот на зиготските ембриони, но во одредени детали постојат одредени разлики. Сличноста се забележува во тоа што, една клетка (зигот или соматска клетка) се развива во ембрион кој претставува нова индивидуа, со променет (зигот) или ист геном (соматски ембрион) како што е геномот на мајката растение. Разликите помеѓу зиготските и соматските ембриони доаѓаат поради различното опкружување. Зиготскиот ембрион се наоѓа заштитен во семенската обвивка, во која зазема прецизна положба и во вистинско време добиват добро балансиран хранливи и стимулативни супстанции, додека соматскиот ембрион е лишен од сето тоа. Неговиот развој зависи од вештачката средина (од структурата на хранливиот медиумот и условите на одржување на културите), а бидејќи потребите на ембрионот не се доволно познати, начинот да се одгледуваат соматски ембрион сè уште се засновува на емпирискиот метод на проби и грешки.

### 13.6.1 Потекло и развој на соматските ембриони

Анализата на соматската ембриогенеза кај повеќето растителни видови покажа дека за таков развој се способни две групи клетки. Првата група ја сочинуваат клетките кои поседуваат **претходно детерминиран ембриогенетски капацитет**, што се јавува главно во ембриогенетското ткиво. Тие се развиваат во соматските ембриони спонтано, без посебни надворешни стимуланти, или можат да имаат потреба од само мала количина на цитокинин, во однос на вообичаените состојки во културата. За разлика од првата, втората група клетки ја изгубиле таа способност и тие можат да одат само во **индуцирана соматска ембриогенеза**. Кога соматските ембриони настануваат од ембрионални клетки, тогаш при нивното формирање можат да учествуваат повеќе соседни клетки. Но, се смета дека индуцираните соматски ембриони, како и зиготските, по правило потекнуваат, од една клетка (Нассиус, 1978). Така, во калусот на многу растенија, меѓу крупните вакуолирани клетки, се забележани **ембриогени клетки**, кои се ситни, имаат крупно јадро и цитоплазма богата со органели, а често се одвоени со дебел сид, без плазмодезми. Првата делба на ембрионалните клетки не мора да биде инеквална, како кај зиготот, но по неколку делби се образува глобула од поголемиот број клетки, кои остануваат ситни и поврзани со плазмодезми. Оваа глобула понатаму се развива на два начина. Може да е еквивалент на **глобуларниот ембрион**, или да образува **проембрионална маса** на клетките, на чиј раб се формираат повеќе мали глобуларни ембриони. Соматските глобуларни ембриони имаат многу редуциран суспензор, којшто е многу различен од зиготскиот.



Слика 13.5 Соматска ембриогенеза – стадиуми на развој на соматскиот ембрион

За преминување на глобулата во ембрион најбитно е стекнување на поларност. Делбата на клетките се образува на спротивните полови зачетоци на котиледоните со меристемско стебло и корења, а ембрионот преоѓа во **стадиум на срце**. Срцевидниот ембрион се издолжува, во средината се образува прокамбијална врвца и преминува во **стадиум на торпедо**, со видливи зачетоци на котиледони (слика 13.5). Во оваа фаза соматските ембриони повторно се разликуваат од зиготските по тоа што не е задолжителен преминот преку фазата на созревање и дормантност. Соматскиот ембрион во стадиумот на торпедо има способност веднаш под поволни услови да 'рти.

### 13.6.2 Примена на соматската ембриогенеза во практика

Соматската ембриогенеза има големо значење за практиката, пред сè како систем за вегетативно размножување *in vitro*, кој обезбедува многу повеќе регенеранти.

Ембриогените калуси, или ембриогените суспензии на клетките, можат 2-3 години да се одржуваат со непроменлива регенеративна способност, што претставува постојан извор на нови регенеранти. Бидејќи соматските ембриони уште во најраната фаза се **биполарни**, т.е. опфаќаат меристем на корен и стебло, не е потребна посебна постапка за нивно вкоренување, како кај регенерираните пупки.

Со оглед дека соматските ембриони потекнуваат од една клетка, сите потомци од еден ембрион прават **клон**, кој би требало да биде генетички хомоген. Меѓутоа хомогеноста на клонот треба постојано да се проверува.

Врз основа на соматската ембриогенеза денес се развива техника за добивање на **вештачко семе**, за кое се мисли дека би можело да биде од повеќе причини корисно. Соматските ембриони, кои се доведуваат во позиција на мирување, се ставаат во капсули од одреден вид гел, во кои можат да се чуваат одреден период. Потоа се посадуваат исто како и другите семиња.

На тој начин се добива „семенска“ популација која генетички е хомогена, што е важно за посебно одбраните култури, за ембрионите кои се добиени со селекција *in vitro*, генетичко инжинерство и слични постапки. Целата популација на вештачкото семе на тој начин би имала својства кои се одбрани и фиксирани во соматските ембриони, на пр. некоја високо квалитетна особина, отпорност на неповолни фактори, резистенција кон болести и други селектирани карактеристики.

### 13.7 Развој на диплоидни и хаплоидни растенија

Редуцираните гаметофити во еволуцијата на вишите растенија довело до тоа машкиот гаметофит да се сведе само на две хаплоидни клетки, а женскиот на седум. Овие клетки се предодредени за оплодување, а потоа што диплоидниот зигот се развива во растение со спорофитна генерација. Двете генеративни јадра, јајната клетка и поларното јадро се единствените хаплоидни клетки чиј генетички материјал, на некој начин, се чува во потомството. Ако не дојде до оплодување, сите овие клетки не преживуваат. Сепак, во посебни услови, хаплоидните клетки можат да тргнат по патот на сапрофитниот развој и без оплодување да формираат ново растение. Развојот на хаплоидните растенија од машкиот гаметофит се нарекува **андрогенеза**, а од женскиот **гиногенеза**. Научниот интерес за оваа појава го предизвикува фактот дека хаплоидната генерација на ангиоспермот, иако редуцирана на мал број клетки, не ја изгубила способноста да образува растение, кое е **хаплоиден сапрофит**. Ова растение е хомологно на хаплоидната генерација, која на еволутивниот степен се наоѓа на мововите и папратите. Освен големото теоретско значење, андрогенезата и гиногенезата нашле голема примена во практиката.

#### 13.7.1 Андрогенеза

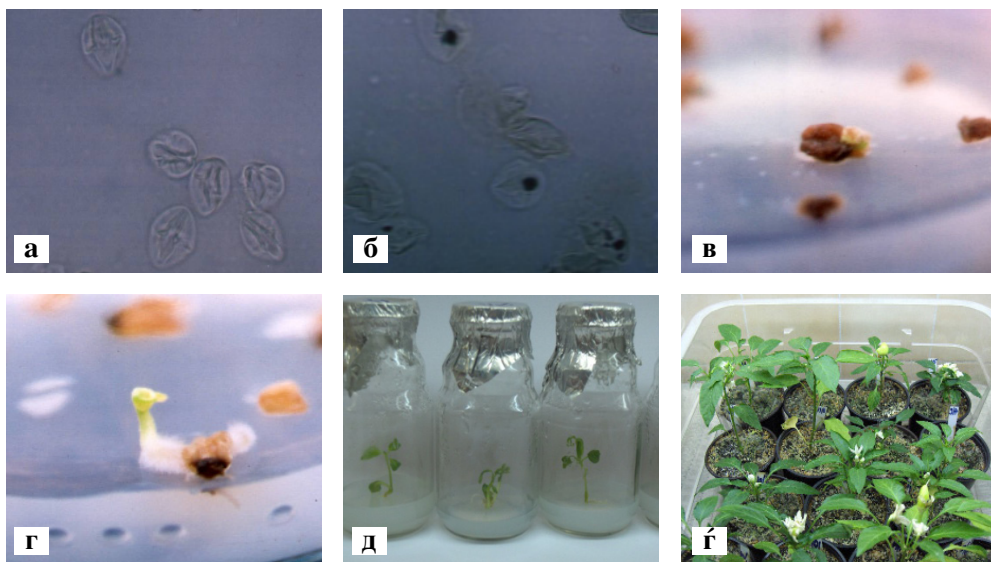
Развојот на растенијата од микроспората (незрели поленови зрна) е забележано за прв пат во култура на антерите на *Datura stramonium* (Guha и Maheswari, 1964, 1968). Потоа набрзо, исти резултати се постигнати во култура на антерите кај тутунот (Nitsh и Nitsh, 1969), кој од тогаш служи како модел на растение за изучување на оваа појава. Култивирањето на антерите, или поретко на изолираните микроспори, го запира развојот на дво - или троклеточните поленови зрна и индуцира во микроспората дополнителни клеточни делби, со кои се формира ембрион, многу сличен на зиготскиот ембрион.

Развојот на ембрионот од микроспорите може да биде **директно или индиректно**. Во првиот случај, секоја микроспора се дели и се развива во ембрион, кој поминува низ **глобуларен, срцевиден, торпедо и котиледонарен стадиум**. Во индиректната андрогенеза од микроспорите најпрво се развива калус, а потоа во него може да се индуцираат пупки и корени. Со одредување на балансот на фитохормоните цитокинин/ауксин, во калусот се појавуваат ембриони, слични на тие од соматската ембриогенеза.

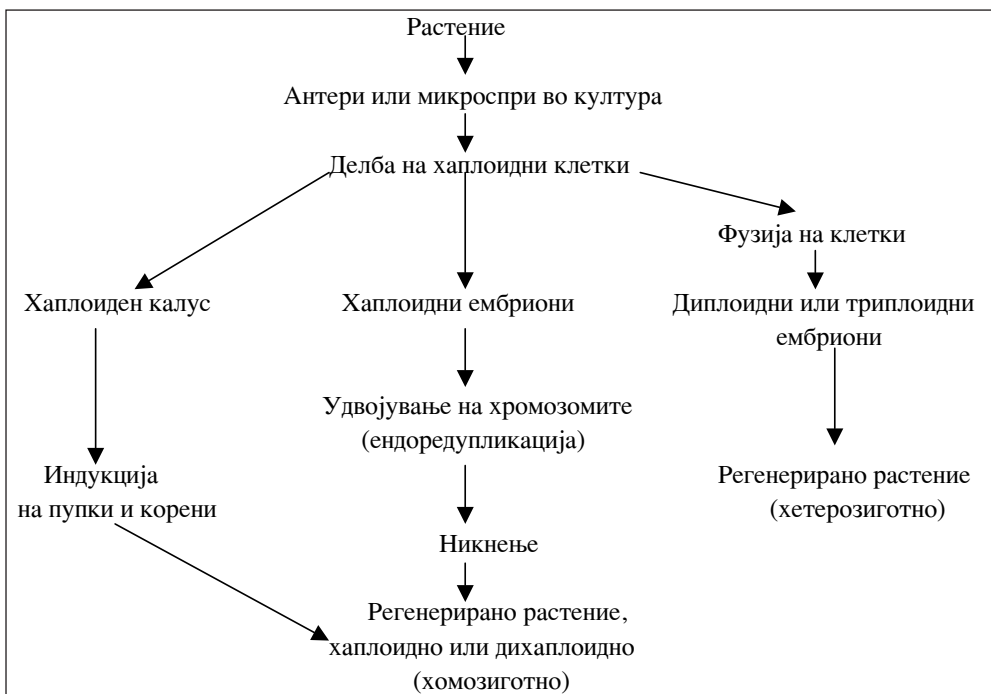
#### 13.7.2 Индукција на андрогенезата

Многу различни фактори го стимулираат андрогенетскиот пат на развојот, но ефектот на генотипот, сепак, е од првенствена важност. Видовите кои се способни за андрогенеза, најголем дел припаѓаат на фамилијата Solanaceae, Brassicaceae и Poaceae. Родот *Nicotiana* опфаќа најголем број видови со способност на андрогенеза. Меѓутоа, кај *Nicotiana tabacum* околу 90% на микроспорите ја имаат таа способност, но кај другите видови на тутунот има само 2% такви видови на микроспорите.





Слика 13.6 Андрогенеза на пипрека *Capsicum annuum* L. изведена на Катедрата за биотехнологија, генетика и селекција на растенијата на Земјоделскиот факултет при Универзитет „Гоце Делчев” – Штип: а) микроспори *in vivo*; б) делба на микроспорите *in vitro*; в) појава на соматски ембрион на површината на антера; г) развој на соматскиот ембрион; д) култура на андрогенетски изданоци; е) адаптација на регенеранти на нестерилни услови (Колева-Гудева, Л., 2007).



Слика 13.7 Шематски приказ на андрогенезата регенерација на хаплоидни и дихаплоидни растенија од култура на антери или микроспори

И кај другите видови постојат слични разлики помеѓу генотиповите, вариететите и сортите, па се смета дека посебни гени треба да бидат активни за да дојде до андрогенеза.

Стадиумот во кој се изолира микроспората, исто така, е од големо значење. По правило, треба да се изолираат еднојадрени микроспори, во стадиумот пред делбата на јадрото на две јадра, вегетативно и генеративно, односно во културата се ставаат антери кои содржат еднојадрени микроспори. Јадрото на микроспората во култура се дели, но наместо инеквална делба, со која нормално настануваат вегетативни и генеративни клетки, двете нови клетки се често еднакви. Еквалната делба не е неопходен услов за андрогенеза, но значјно ја зголемува фреквенцијата на делби. Доколку микроспората се подели на два нееднакви дела, само вегетативната се дели и дава ембрион.

При индукција на андрогенезата, стресните услови имаат значаен ефект. Ладењето на цветовите при изолирање на антерите, или микроспорите, значително го зголемува процентот на андрогените антери. Друг стересен фактор е „изгладнувањето“ на микроспорите, а потоа, пренесување на висока концентрација на глукоза. Микроспорите на стресните услови одговараат со изградување на протеини, кои се создаваат при топлотен удар, HSP протеини (HSP= heat shock proteins). Појавата на овие протеини покажува дека микроспорите одговориле на стресот, а ако појавата изостане, нема да дојде до андрогенеза *B. napus* (Pechan и Smukal, 2001).

### 13.7.3 Дихаплоиди

Бидејќи јадрото на микроспората е хаплоидно, ембрионите кои се развиваат, по правило, исто така, се хаплоидни. Меѓутоа, ако растенијата останат хаплоидни, тие остануваат стерилни, бидејќи хаплоидниот геном не може да помине преку мејозата. Затоа е потребно да се произведат диплоидни растенија, што некојпат се случува спонтано, но може и да се индуцира.

До спонтанa диплоидизација доаѓа на тој начин што DNA, во многу раниот ембрионален стадиум, се издвојува по пат на ендоредупликација. Индуцираната диплоидизација, најчесто, се врши со помош на **колхицин**. Познато е дека овој алкалоид спречува анафаза, па јадрата остануваат со удвоени хромозоми. Под дејство на колхицинот, од хаплоидите настануваат диплоиди, од диплоидите тетраплоиди итн. При дуплирањето на хаплоидниот геном, другата гарнитура на хромозомите настанува како копија на постоечката хаплоидна DNA. Така, двата синцира на DNA се потполно идентични, ембрионот кој се развива е **хомозиготен**, а растенија се **дихаплоиди**.

### 13.7.4 Гиногенеза

Гиногенезата е развој на хаплоидните растенија од хаплоидните клетки на женскиот гаметофит. За да се оствари гиногениза, обично се одгледува цел плодник, или овула, бидејќи самите хаплоидни клетки не можат да се изолираат од ембрионалните торбички. За да се стимулира развојот на јајните клетки без оплодување, често се прибегнува кон создавање на мртов, или озрачен полен на толчникот. Кога ќе се јават ембрионите, неопходно е тие цитолошки да се анализираат и да се докаже дека се хаплоидни. Инаку ембрионите можат да се развијат и од ткива на незрел плодник. Во тој случај, се работи за соматска

ембриогенеза, а ембрионите го имаат геномот на мајчиното растение. Кога се добиваат дихаплоидни растенија, неопходно е да се провери дали се тие хомозиготни.

### 13.7.5 Хаплоиди и дихаплоиди во практиката

Андрогенезата и гиногенезата се постапки за добивање на чисти линии што се многу побрзи од класичните начини на селекција. Во селекцијата на одгледуваните растенија, добивањето на хомозиготни линии е од големо значење за понатамошното вкрстување и издвојување на посакуваните особини. За добивање на чисти линии преку класични методи се потребни неколку години, во текот на кои се изведува стриктно самоопрашување и рекурентно опрашување. По пат на андрогенеза и гиногенеза, хомозиготните диплоидни линии се добиваат веднаш, во првата генерација, и може да бидат понатаму користени во селекцијата. Значјни успеси во производството на диплоидите се постигнати со пченицата, оризот, ржта, маслодајна репка, компирот и други растенија.

### 13.8 Соматска хибридизација

Протопластите, што се ослободуваат по дигестијата од клеточниот сид, представуваат клетки кај кои е отстранета бариерата за меѓуклеточни контакти и за внесување во нивната цитопlasма крупни молекули, како што се нуклеинските киселини. Како при контактот на јајните клетки со генеративните клетки на поленот доаѓа до фузија на клетките и јадрата (оплодување), така и протопластите во суспензија можат да се спојат (фузираат), што се означува како **соматска хибридизација**. Бидејќи протопластите по краток период формираат нов клеточен сид, тие тогаш како и сите други клетки, се способни да се делат и да го регенерираат калусот, или целото растение. Ова растение, во случај на успешна хибридизација ги искористува особините кои се наследени од двата „родитела“.

До сега е изведена успешна хибридизација помеѓу многу блиски, но и релативно далечни видови. Меѓу нив, првенствено, се видовите од фамилиите Solanaceae, пред сè затоа што нивните протопласти релативно лесно се одгледуваат и регенерираат. Во оваа фамилија родот *Nicotiana* претставува модел-растение за култура на протопласти и соматска хибридизација. Постапката уште е утврдена за видовите од фамилијата Umbelliferae и Brassicaceae. Кај овие растенија се опишани **интраспециски хибриди**, помеѓу вариетети и мутанти во самите видови; потоа **интерспециски хибриди**, помеѓу два вида од ист род, како и **интергенерички хибриди**, добиени со фузија на протопластите на растенијата од два рода.

#### 13.8.1 Фузија на протопластите и селекција на хибридни клетки

Постојат неколку фази во постапката на соматската хибридизација. По добивање на протопластите на двете растенија, тие се помешуваат, па притоа доаѓа до спонтанa фузија, или таа се стимулира на различни начини. Помеѓу двата доближени протопласта се ресорбира клеточната мембрана и нивните содржини се сврзуваат. Бидејќи е настаната фузија, протопластите се одгледуваат на начин кој на дадените видови најмногу им одговара. Една од најважните постапки во процедурата е препознавање на хибридните клетки, а притоа нивно одвојување од останатите протопласти и фузионалните протопласти на истото растение.

Како пример за селекција може да се наведе постапката која е применета при првата хибридизација, објавена од Carlson во 1972 година. Хибридизирани се протопласти од *Nicotiana tabacum* ( $2n=24$ ) и *Nicotiana langsdorfii* ( $2n=18$ ). Овие видови можат да се вкрстат и со опрашување, при што нивниот хибрид е амфидиплоиден ( $2n=42$ ). Регенерираните растенијата според морфолошките особини (облик, лист, влакненца и др.) се наоѓаат на средина помеѓу двата родитела, како и полните хибриди. Тие биле амфидиплоидни, т.е. содржеле збир на хромозоми од двата вида ( $2n=42$ ).

---

## ЛИТЕРАТУРА

- Binzel, M.L., Sankhla, N., Joshi, S., Sankhla, D., 1996. Induction of direct somatic embryogenesis and plant regeneration in pepper (*Capsicum annuum* L.). Plant Cell Rep. 15, 536-540.
- Bhojwani, S.S., 1990. Plant Tissue Culture: Applications and Limitations, Elsevier Science Publication, New York, NY, USA.
- Colling, H.A. & Edwards, S., The University of Liverpool, School of Biological Science, BIOS Scientific Publication, Oxford, UK.
- George, E.F. (1996): Plant Propagation by tissue culture. Part 2 In Practice. Exegetics Ltd. Edington. England.
- George, L., Narayanaswamy, S., 1973. Haploid capsicum through experimental androgenesis. Protoplasma 78, 467-470.
- Групче, Р., 1994. Ботаника, Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ - Скопје, НИО Студентски збор, Скопје.
- Hall, R.D. Plant Cell Culture Protocols, CPRO-DLO, Wageningen, The Netherlands.
- Jelaska, S., Kultura biljnih stanica i tkiva, Udžbenici sveučilista u Zagrebu, PMF, Zagreb.
- Кастори, Р., 1991. Физиологија Биљака, Наука, Београд.
- Колева-Гудева, Л., 2007. Вегетативно размножување кај некои растителни видови во услови *in vitro*. Годишен зборник на земјоделскиот факултет, Универзитет „Гоце Делчев“ – Штип. Вол. 7: 19-27.
- Koleva-Gudeva L., Spasenoski M. and Trajkova F (2007): Somatic embryogenesis in pepper anther culture. The effect of incubation treatments and different media. Scientia Horticulturae, 111: 1145-119.
- Колева-Гудева Л. (2003): Влијание на инкубациониот третман врз андрогенезата на пиперка (*Capsicum annuum* L.). Годишен Зборник на Институт за јужни земјоделски култури - Струмица, Вол. 3: 87-94.
- Ларчер, В., 2001. Екофизиологија на растенијата. Просветно дело Скопје. Превод на 500 стручни и научни книги и учебници. Проект на Влада на Р. Македонија. 2009 Скопје.
- Матвеев, Ј., 1983. Систематика на вишите растенија. НИО Студентски збор Скопје.
- Нешковиќ, М., Коњевич, Р., Чулафич, Љ., 2003. Физиологија Биљака, ННК-Интернационал, Београд.
- Пејчиновски, Ф. и Митрев, С. 2007. Земјоделска Фитопатологија (општ дел), Универзитет „Гоце Делчев“ – Штип.
- Пејчиновски, Ф. и Митрев, С. 2009. Земјоделска Фитопатологија (специјален дел), Универзитет „Гоце Делчев“ – Штип.
- Pierik, R.L.M. 1998. In vitro Culture of Higher Plants, Wageningen Agricultural University, KLUWER Academic Publishers, The Netherlands.
- Поповиќ, Ж., 1982. Физиологија Биљака, Пољопривредни факултет, Београд.
- Поповиќ, М., 2005 Биохемија Биљака, Пољопривредни факултет, Универзитет Нови Сад, Нови Сад.

- Saric, M., Krstic, B., Stankovic, Z., 1987. Fiziologija Biljaka, Univerzitet Novi Sad, Naucna Knjiga, Beograd.
- Saric, M., Kastori, R., Petrovic, M., Stankovic, Z., Krstic, B., Petrivic, P., 1990. Praktikum iz fiziologija biljaka, Univerzitet Novi Sad, Naucna Knjiga, Beograd.
- Спасеноски, М., и Гадовска, С. 2009. Физиологија на растенијата, Природно-Математички факултет, Универзитет Св. Кирил и Методи, Скопје.
- Спасеноски, М., 1993. Вегетативно размножување кај некои растителни видови ви услови *in vitro* и можности за добивање на здрав растителен материјал. Год. Зборник за заштита на растенијата (5): 145 – 148.
- Strasburger, F., Noll, H., Schench, A., Schimper, W., 1988 Botanika, Sitemetika , Evolucija i Geobotanika, Skolska knjiga – Zagreb 1988.
- Мулев, М. 2003. Екологија на растенијата Универзитет „Св. Кирил и Методиј” – Скопје, Природно математички факултет, Скопје.
- Taiz, L. and Zeiger, E. 2006. Plant Physiology, Fourth Edition, Sinauer Associates, Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts USA.
- Чулафиќ, Љ., Науновиќ, Г., Церовиќ, З. и Коњевиќ, Р., 2000. Физиологија Биљака - Практикум, ННК-Интернатионал, Београд.
- Цекова-Стојкова, С., Корнети, П., Тодорова, Б., Трајкова, С. 1999. Биохемија, Универзитет „Св. Кирил и Методиј” Медицински Факултет - Скопје, НИП Форум - Скопје.
- Wang, T.L. Cuming, A. 1996. Embryogenesis the generation of the plant, BIOS Scientific Publication, Oxford, UK.



**Проф. д-р Лилјана КОЛЕВА-ГУДЕВА** е родена 25.02.1966 година во Струмица. Основно и средно образование завршила во родниот град. Во академската 1984/85 година се запишала на студии по биологија, биохемиско-физиолошка насока, при Природно-математичкиот факултет во Скопје, Универзитет „Св. Кирил и Методиј“. Во академската 1991/1992 година се запишала на последипломски студии на истиот факултет, а во 1996 година ги завршила со просечна оцена 9,45 и го одбрала магистерскиот труд под наслов „Органогенеза и регенерација на пиперка (*Capsicum annuum* L.), сорта куртовска капија во услови *in vitro*“.

Во 1993 година се вработила во ЈНУ „Институт за јужни земјоделски култури“ - Струмица, каде била основач и раководител на одделението за биотехнологија, на ген банката и на лабораторијата за култура на растителни клетки и ткива. Проф. д-р Лилјана Колева-Гудева активно работела во реализацијата на научно-истражувачката и развојната програма на институтот. Во 1996 година со стипендија на UNESCO, како единствен кандидат од Република Македонија, учествувала на Интернационалниот симпозиум и обука за молекуларна биологија и биотехнологија на растенијата во Годоло, Унгарија. Докторска дисертација под наслов „Андрогенеза и органогенеза на пиперка (*Capsicum annuum* L.), сорти куртовска капија и златен медал“, ја одбрала во 2004 година на ПМФ - Скопје. Од 2007 година проф. д-р Лилјана Колева-Гудева е вработена на Катедрата за биотехнологија, генетика и селекција на растенијата на Земјоделскиот факултет при Универзитетот „Гоце Делчев“ - Штип. Во 2008 година е избрана за вонреден професор од областа на физиологија на растенијата и за продекан за настава на Земјоделскиот факултет.

Научните истражувања на проф. д-р Лилјана Колева-Гудева се фокусирани на: биотехнологија на растенијата; органското растително производство; *in vitro* култури; андрогенеза на градинарски култури; *in vivo* и *in vitro* продукција на секундарни метаболити; влијанието на растителните хормони врз одделни биохемиски и физиолошки процеси; култура на растителни клетки и ткива и хемиската анализа на секундарните метаболити. Резултатите од својата досегашна научно-истражувачка работа ги презентирала на 22 научни собири од државен и меѓународен карактер и ги објавила во 46 оригинални научни трудови и 2 научно-стручни монографии. Учествовала во реализација на повеќе меѓународни научно-истражувачки проекти (во 2 како координатор и во 6 како учесник) и во домашни проекти (во 2 како главен истражувач, а како учесник во 9 национални проекти). Учествовала во научно стручни обуки и на студиски престој во Израел, Холандија, Унгарија, Бугарија, Србија, Германија, Шведска, Белгија и Грција. Главен уредник е на Годишниот зборник на Земјоделскиот факултет, Универзитет „Гоце Делчев“ и е рецензент на неколку меѓународни списанија од областа на физиологија на растенијата.



ФИЗИОЛОГИЈА НА РАСТЕНИЈАТА  
Лилјана Колева-Гудева

ISBN 978-608-4504-33-7

